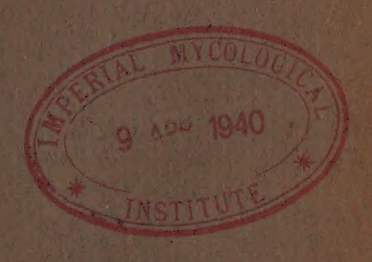
1939 № 5

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ⋆ 1939

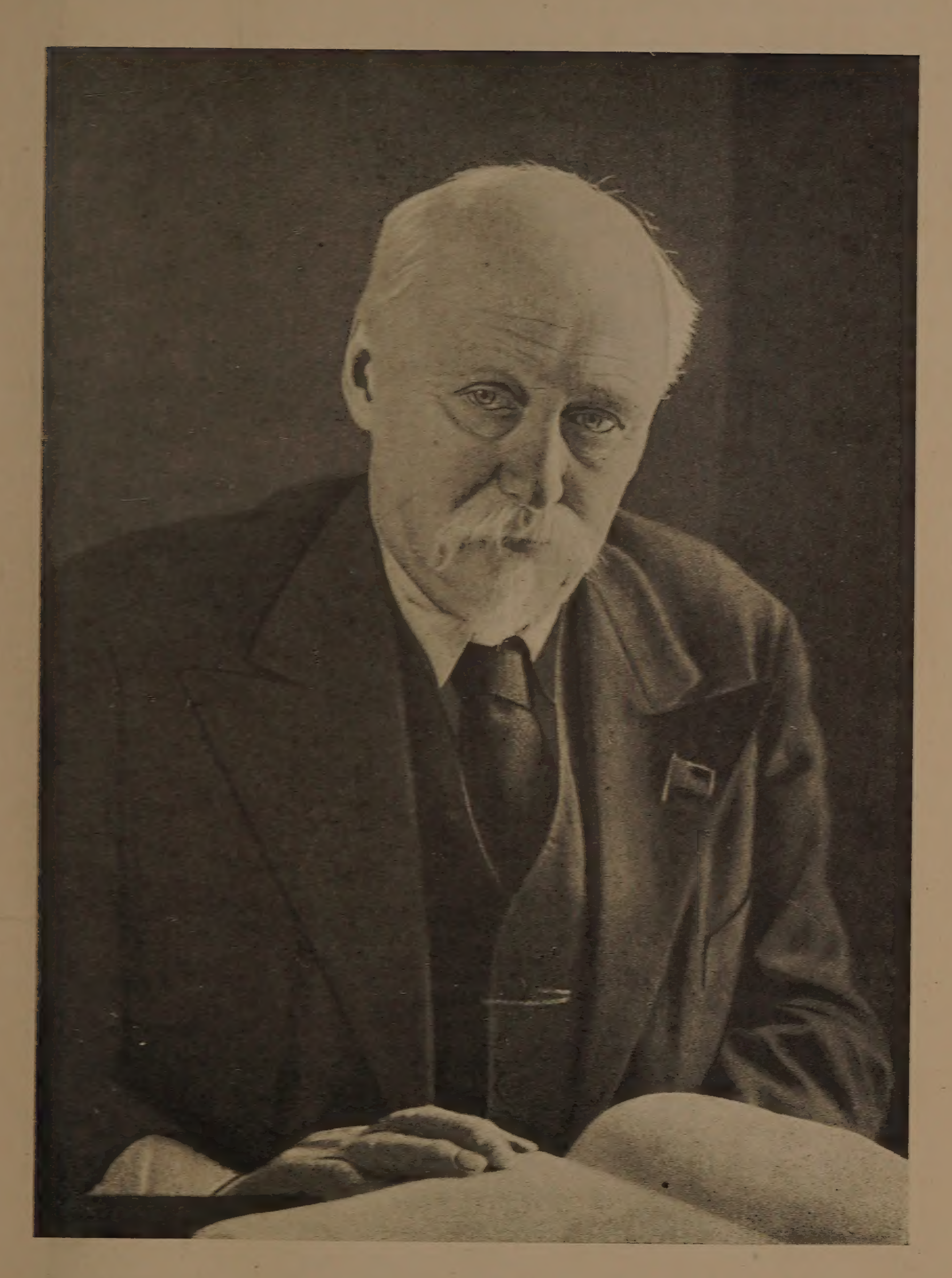
Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров

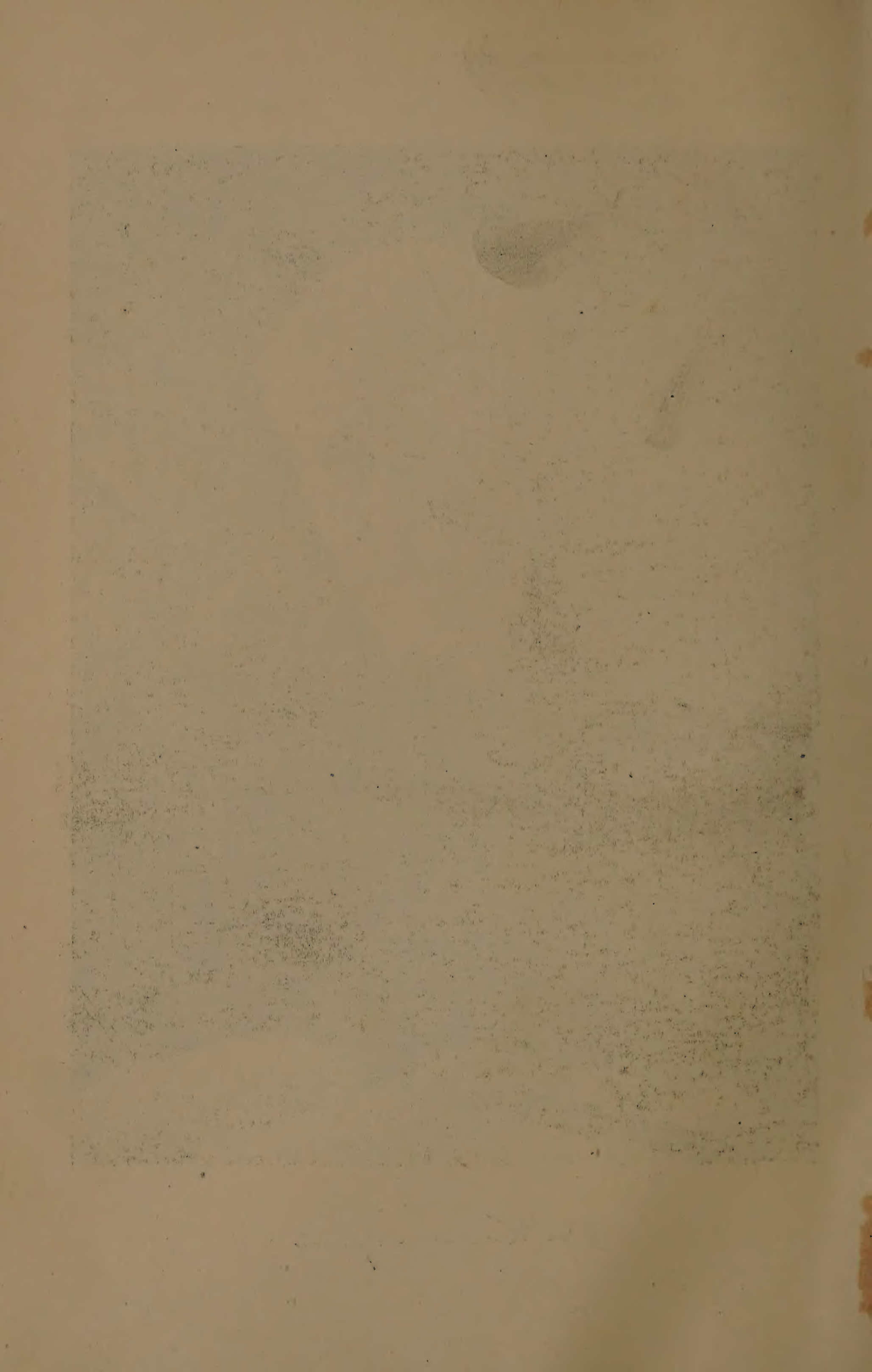
Зам. отв. редактора: акад. И. И. Шмальгаузен
и чл.-корр. АН СССР Х. С. Коштоянц

Редактор Н. И. Малаховский
Техн. редакторы: А. З. Сокольский и О. И. Подобедова

Сдано в набор 22/VI 1939 г. Подп. к печ. 27/XI—1939 г. П. л. $13^3/_4$. 60 000 зн. в п. л.
Тираж 3.100. Бум. 70 × $105^1/_{16}$. Уполн. Главлита А—21574. АНИ № 1794. Зак. тип. 742.

Типо-литография Издательства Академии Наук СССР, Ленинград, В. О., 9 лин., д. 12.





ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

ВЛАДИМИР ЛЕОНТЬЕВИЧ КОМАРОВ

13 октября 1939 г. советская общественность отметила 70-летие со дня рождения академика В. Л. Комарова.

Владимир Леонтьевич родился 1 октября 1869 года в С-Петербурге. В возрасте полутора лет (10 января 1871 г.) потерял отца. Воспитывался на скромные средства, выделенные ему в виде стипендии Комитетом помощи раненым и больным воинам, — 180 руб. в год.

В 1890 г. окончил 6-ю петербургскую классическую гимназию. Уже в юношеском возрасте он выявляет свою склонность к ботанике и географии. Прирожденная пытливость ума влекла его к знакомству с новыми местами, и в гимназические годы наиболее сильными его впечатлениями были природа и люди берегов реки Мсты (повыше г. Боровичей).

По окончании гимназии В. Л. поступил на естественно-историческое отделение физико-математического факультета С.-Петербургского (ныне Ленинградского) университета, который и окончил 10 июня 1894 г. с дипломом 1-й степени.

За время пребывания в университете выкристаллизовались его научные интересы. Еще начинающим студентом В. Л. сам сделал перевод знаменитой книги Дарвина «Происхождение видов». В. Л. особенно увлекался лекциями проф. П. Ф. Лесгафта по анатомии человека, много времени уделял работе над трудами Маркса и Энгельса, работал в кружках, в то же время работал и по специальности, каковою избрал ботанику. Его жизненный путь шел таким образом в двух направлениях. Избранная им специальность — ботаника настолько тесно соприкасается с географией, что он одновременно стал географом и притом выдающимся. На каждом из путей он проявил себя замечательным человеком. В области ботаники В. Л. является непревзойденным знатоком флоры Советского Союза и сопредельных, преимущественно азиатских, стран (Китай, Монголия, Корея). Его можно по справедливости считать основателем школы советских систематиков. Морфолого-географический метод — метод, которым работает школа наших советских систематиков, выдвинут В. Л. Комаровым. Эта школа делает ботанику не обособленной наукой, но увязывает ее со всеми широкими явлениями жизни, со службой природы человеку, с освоением им новых пространств, с изменением видов по разумной необходимости. Несомненно, крупное теоретическое значение его метода заключается в широкой и в высшей степени плодотворной разработке проблемы вида нашими советскими ботаниками. Практическая же ценность этого метода выразилась в проводимом у нас детальном освещении видового состава и географии растений всей флоры

Советского Союза, причем под руководством В. Л. эта работа вылилась в грандиозный коллективный труд — написание «Флоры СССР». Вся «Флора СССР» будет иметь объем 20 томов, по 50 печ. листов в томе в среднем.

Успешное прохождение университетского курса открывало перед В. Л. путь к профессорскому званию и работе на научном поприще. Но здесь выявилось неожиданное препятствие. Политико-общественная работа В. Л. привлекла к нему внимание царской охранки и по окончании университета в 1894 г. он был отдан под надзор полиции и как подследственный числился за Судебной палатой.

Лишение свидетельства о благонадежности влекло за собой весьма неприятные последствия: он не только не мог остаться при университете для подготовки к профессорскому званию, но и не мог вообще поступить на государственную службу и некоторое время был лишен даже права выезда.

На помощь пришло Географическое общество, которое оценило молодого ученого-путешественника, и после полугодовых хлопот В. Л. удалось получить разрешение на выезд на Дальний Восток.

Весной 1895 г. В. Л. был зачислен младшим помощником начальника Геологической партии при изысканиях Амурской железной дороги и выехал в Приморскую область, где провел около 4 лет. 1895 г. является, таким образом, как бы поворотным в деятельности В. Л. Комарова: он переходит к исследованию Дальнего Востока, который надолго приковывает его внимание разнообразием и особенностью своей природы. Классические труды Комарова, создавшие ему мировую славу, связаны именно с этим краем.

Пребывание на ДВ принесло В. Л. двоякую пользу — он приобрел славу знатока восточноазиатской флоры и был амнистирован (в 1899 г.), что дало ему возможность получить штатную должность в Ботаническом саду. Первое поручение от С.-Петербургского ботанического сада относится к 1893 г. В 1899 г. В. Л. получает уже штатное место «младшего консерватора», в 1902 г. — старшего консерватора». С 1 января 1918 г. В. Л. непосредственно заведует Отделом живых растений Ботанического сада, а с 1931 г. переходит на заведывание Отделом систематики и географии высших растений.

Сорок четыре года (1892—1936) работы Комарова прошли в Ботаническом саду в С.-Петербурге.

Педагогическая деятельность

Ученый с горячим сердцем не может оставаться без учеников, без живой, непосредственной близости к молодежи. В 1898 г. В. Л. получил бесплатную аспирантуру при университете и был допущен к ведению практических занятий, а в 1899 г. своим старым учителем Петром Францевичем Лесгафтом В. Л. приглашается лектором по ботанике на основанные им незадолго перед тем Лесгафтовские курсы воспитательниц и руководительниц физического образования. Преподавание было основано на естествознании с определенным материалистическим мировоззрением. Здесь молодая, революционно настроенная наука находила некоторую возможность пропаганды.

Работа на Дальнем Востоке позволила В. Л. собрать весьма ценные научные материалы. В 1899 г. В. Л. сдал магистрантский экзамен. Представив пер-

вый том «Флоры Манчжурии» в 1902 г., В. Л. защитил магистерскую диссертацию. Во введении к этому тому В. Л. развивал некоторые новые взгляды касательно углубления теории Дарвина. Степень магистра дала ему возможность начать чтение лекций в университете. И здесь в 1902 г. В. Л. начал чтение очень интересным курсом — «История развития царства растений», основой которого была борьба за дарвинизм.

4. II 1911 г. В. Л. защитил при Московском университете докторскую диссертацию на тему «Введение к флорам Китая и Монголии», где проводил историческую точку зрения. До сих пор В. Л. не теряет связи с высшей школой и имеет таким образом стаж педагогической работы свыше 45 лет. Однако В. Л. никогда не замыкался в узкой специальности и является ученым с очень богатым и разносторонним ботаническим кругозором. В то же время В. Л. принимал живейшее участие в общественной работе. Так, в 1904 г. принял участие в организации Общества лаборантов и приват-доцентов, игравшего некоторую роль в общем общественном подъеме страны, и сверх того был избран секретарем Комитета общества вспомоществования студентам университета.

В бурный 1905 г. жил общей жизнью со всей страной, посещал митинги и другие собрания. Через Е. Д. Стасову В. Л. сблизился с большевиками и организовал явки для членов большевистского ЦК.

В 1906 г., по возобновлении занятий в высших школах, В. Л. читал лекции: 1) в университете, 2) в Высшей вольной школе профессора Лесгафта, на Фребелевских курсах, на Высших женских естественно-научных курсах и др.

В 1918 г. В. Л. получил кафедру ботаники в Ленинградском университете. Сверх того, ему приходилось работать также в Психо-неврологическом институте, в Фармацевтическом институте и в Ленинградском педагогическом институте (везде в течение нескольких лет, а в университете до прошлого года).

Путешествия

Во время прохождения университетского курса в каникулярные периоды В. Л. совершил в 1892 и 1893 гг. два исследовательских путешествия в Таджикистан, в бассейн р. Зеравшана и одно в Кара-кумы Туркменистана. В горном Зеравшане в Гиссарском хребте Тян-шаня В. Л. изучил труднопроходимый высокогорный район, открыл два ледника, месторождение редкого минерала содалита и описал террасы, доказывающие усыхание озера Искандер. Закончив исследование в горах, В. Л. осенью 1893 г. выполнил барометрическую нивелировку загадочной впадины Унгуз в песках Кара-кумов в Туркмении. Результатом поездки явились интересные гипсометрические данные о Каракумах и Унгузе и описание Унгуза, давшее материал для выяснения его происхождения, которое другими исследователями толковалось различно. Из путешествий В. Л. вывез солидные научные материалы и начал научную их обработку. Позднее опубликовал 4 работы, основанные на материалах этих поездок. В 1895 г. В. Л. отправился на Дальний Восток. Переезд на Д. Восток он совершил на пароходе из Одессы во Владивосток через Суецкий канал, Сингапур и Нагасаки. Из Владивостока В. Л. направился в Хабаровск, оттуда на работы на территорию нынешней Еврейской автономной республики (Биробиджан)

и зазимовал в Благовещенске. Оценив исследовательские способности молодого ученого, Географическое общество дало ему средства на путешествие совместно с геологом Анертом по прилегающей к Амуру Манчжурии. Весной 1896 г. В. Л. занялся изучением Южно-Уссурийского края в бассейне р. Суйфун, а затем прошел из села Никольского вглубь Манчжурии, представлявшей в то время собой край почти неведомый. Пересек среднюю часть Манчжурии, где производил исследовательские работы. В декабре выехал опять-таки морем из Владивостока в Одессу.

Доклад В. Л. о путешествии был настолько интересен, что Географическое общество ассигновало новые средства на продолжение путешествия уже в Южной Манчжурии и Корее. После отчета Географическому обществу о проведенной работе снова выехал по пути Одесса — Владивосток и оттуда снарядил партию для путешествия по Северной Корее и Манчжурии. Через малонаселенные горы Северной Кореи вдоль рек Тумын-гана и Ялу среди тайги вел свои исследования, а затем перешел в Манчжурию, которую пересек сначала от р. Ялу до г. Мукдена, затем от Мукдена до Гирина, после чего вернулся в г. Владивосток, где читал публичные доклады о проделанной работе.

В 1897 г. вернулся морем в Ленинград, где сдавал отчеты и приступил к обработке коллекций. В отчетах В. Л. старался показать тесную связь Южной Манчжурии с Китаем и невозможность ее аннексии, а также указывал на распространение в Корее японских интересов. Тогда на р. Ялу была послана другая экспедиция (Гарина-Михайловского), которая дала противоположные выводы, подготовлявшие попытку аннексии также и Кореи. Летом 1902 г. В. Л. совершил поездку в Тункинский край и на озеро Косогол в Монголию. Летом 1906 г. В. Л. ездил в Англию и Францию для научной работы по хранящимся там материалам по флоре Китая. В 1907 г. летом организовал для студенческого ботанического кружка научно-исследовательские поездки в Карелию и на побережье Финского залива в пределах Кингиссепского уезда, в которых и сам участвовал. В 1908 г. В. Л. принимал участие в снаряженной Географическим обществом Камчатской экспедиции, осенью вернулся, прочитал курс и весной 1909 г. вторично работал на Камчатке в составе упомянутой экспедиции.

В 1913 г. В. Л. летом работал в Южно-Уссурийском крае в составе Переселенческого управления.

В 1926 г. осенью был командирован Академией Наук СССР на III Всетихоокеанский международный научный конгресс (с 30 октября по 11 ноября 1926 г.) в Японии в г. Токио. Посетил также г. Сеул в Корее, г. Харбин и наши Владивосток и Никольск (ныне Ворошиловск).

В этом же году принял председательство в комиссии по организации научных исследований в Якутской АССР, что поставило В. Л. перед новыми задачами и познакомило с далекой республикой.

С 1930 г. В. Л. совершил ряд поездок в отпускное время на Дальний Восток

Много видов растений, собранных В. Л. Комаровым, ему пришлось описать как новые, неизвестные науке.

В. Л. принадлежит к тем выдающимся исследователям-путешественникам,

которые в качестве пионеров проникают в малоизвестные и недоступные страны. Труд путешественника и ученого получает высокую оценку. За фундаментальное изучение флоры Амурской обл. (в связи с изысканиями будущей Амурской ж. д.), Манчжурии и Северной Кореи Русское географическое общество присудило В. Л. премию имени Н. М. Пржевальского. В 1901 г. вышел первый том труда «Флора Манчжурии». Уже в этом труде В. Л. показал себя не только глубоким знатоком изученной им флоры и тонким наблюдателем, но и теоретиком, написавшим «Флору Манчжурии» на высокой теоретической основе, изложенной им в главе «Вид и его подразделения». За «Флору Манчжурии» ему была присуждена в 1909 г. Академией Наук бэровская премия. Впоследствии «Флора Манчжурии» была переведена на японский язык. Международная академия ботанической географии поднесла ему медаль с портретом Линнея и Турнефора. С 1 июля 1938 г. В. Л. зачислен в члены Американской академии политических и общественных наук.

Широкая научная деятельность В. Л. получила признание, и в 1914 г. он избирается членом-корреспондентом Академии Наук. В 1920 г. (25 декабря) избирательной коллегией при Российской Академии Наук избирается в действительные члены по физико-математическому отделению. Кандидатуру его выдвинули три академика, и в том числе И. П. Павлов. Мало кто знает, что этим выборам предшествовал своего рода плебисцит, опрос выдающихся ботаников всей страны, в результате которого кандидатура В. Л. нашла общее признание.

В 1930 г. В. Л. избирается вице-президентом Академии Наук СССР.

В 1936 г., 29 декабря, В. Л. избирается президентом. Еще ранее, с 1936 г., В. Л. был избран членом ВЦИК и одновременно членом Ленсовета и членом Далькрайисполкома.

Административная деятельность

В 1917 г. В. Л. впервые вступил на административное поприще, так как при реорганизации Петроградского ботанического сада занял место помощника директора по научной части.

В 1920 г. центр тяжести его занятий переместился решительно на Академию Наук. В январе В. Л. был избран академиком-секретарем первого отделения, что сделало его членом президиума, коим В. Л. состоит до сего дня.

С 1930 г. ряд поездок в отпускное время на Дальний Восток выяснил необходимость перейти от экспедиционных исследований, не сокращая, однако, и их, к работе на местах, откуда возникла задача организации филиалов и баз Академии на местах. Работа по организации филиалов вызвала новые знакомства и новые задачи.

В. Л. умело совмещает свою работу депутата Верховного Совета СССР с руководством Академией и личными научными занятиями. Выдающийся ученый нашей страны, посвятивший несколько десятилетий изучению родины и получивший широчайшее признание во всем мире, глубоко озабочен интересами своих избирателей.

Добрейшей души человек, доступный и приветливый, он умеет быть весьма решительным, когда это нужно; он строг и требователен к себе и никому не прощает плохой работы, недостаточной активности.

«Нет большей радости для работников науки, — сказал на Чрезвычайном VIII Съезде Советов В. Л. Комаров, — чем возможность своими исследованиями служить великому делу укрепления социалистического строительства, дающего счастье нашему трудовому народу и несущего освобождение всему человечеству». Эти слова как нельзя лучше характеризуют весь жизненный путь Владимира Леонтьевича Комарова — одного из самых замечательных ученых нашей страны — подлинного новатора науки. Советское правительство оценило его выдающиеся заслуги перед наукой и Советской родиной и наградило его высшим орденом страны — орденом Ленина.

Пожелаем маститому юбиляру еще многих лет плодотворной работы на пользу науки.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

З. И. БЕРМАН

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ПОЛОВОЙ КЛЕТКИ И ПРОЦЕСС НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изменения мутационного эффекта Х-лучей на разных стадиях спермиогенеза у *D. melanogaster*

(*Представлено академиком* **Н. И. Вавиловым**)

Введение и литературный обзор

Выяснение природы наследственных изменений и механизма их образования имеет существенное значение как для дальнейшего развития теории органической эволюции, так и для будущего практического овладения мутационным процессом в целях создания новых органических форм.

Интерес исследователей к разработке этой проблемы значительно повысился после открытия Г. Дж. Меллером (1927) мутагенного действия Х-лучей. Последнее десятилетие дало сотни исследований, проведенных при помощи рентгеновской методики. Успехам этих исследований способствовало в известной мере применение комбинированного цитологического и генетического изучения.

Тем не менее, как сущность мутационного эффекта Х-лучей, так и глубокие биологические причины мутаций остаются неясными. Многочисленные исследования последних лет показывают, что, повидимому, лучи Рентгена играют по отношению к наследственному веществу зародышевой клетки лишь роль неспецифического раздражителя, а более глубокие причины мутирования нужно искать в физиологических и физико-химических особенностях клетки и химической структуры гена.

В связи с этим существенное значение для выяснения природы мутаций, так же, как и для разрешения поставленной перед генетикой задачи практического овладения мутационным процессом, приобретает изучение влияния физиологических особенностей половой клетки и ее физико-химического состояния на мутационный процесс.

Исследования, посвященные изучению зависимости мутационного процесса от физиологических и других особенностей половых клеток, до сих пор сравнительно немногочисленны и идут по двум линиям. Первый путь — исследование результатов комбинированного воздействия различных физических и химических агентов на мутационный процесс.

За последние годы появился ряд исследований (Стадлер, 1928, 1930; Меллер, 1930; Гансон и Гейс, 1933, 1934; Тимофеев-Рессовский, 1934; Папалашвили, 1935; Гансон, 1935; Медведев, 1935; Сизова, 1936,и др.), посвященных изучению комбинированного действия Х-лучей и других физических и химических агентов на мутационный процесс.

Исследования этого типа основаны на том, что один из применяющихся в опыте факторов (например, температура, голодание, наркотизация, соли тяжелых металлов, различные химические агенты) не оказывает сам по себе заметного мутагенного действия, но изменяет физиологическое и физико-химическое состояние клетки. Подвергшиеся предварительному воздействию такого агента половые клетки облучаются после этого лучами Рентгена или радия для выяснения вопроса о том, меняется ли норма реакции подобных измененных клеток на облучение.

Некоторые из этих исследований (Стадлер, 1928, 1930; Меллер, 1936; Шапиро и Жолондзь, 1935; Косиков, 1935) не показали никаких изменений темпов мутационного

процесса у подопытных растительных и животных объектов, подвергшихся перед облучением предварительному действию таких агентов, как температура, анестезия или голодание, по сравнению с контролем, не подвергшимся перед облучением воздействию этих агентов.

Опыты с воздействием других агентов дали прямо противоположный результат. Так, Стадлер в цитированных уже выше работах (1928, 1930) показал, что эффект облучения увеличивается вдвое после предварительной обработки семян ячменя нитратом бария и другими солями тяжелых металлов. Сама же обработка солями тяжелых металлов без последующего облучения не повышает темпов мутирования. Медведев (1935) получил аналогичные результаты на *D. melanogaster*. М. А. Сизова (1936), исследовавшая эффективность влияния Х-лучей на хромосомы *Crepis capillaris*, подвергнутые предварительным воздействиям химических агентов (CO_2, NH_3), показала, что при последующем воздействии на такие растения Х-лучей количество структурных преобразований хромосом значительно повышается по сравнению с контролем, подвергавшимся только облучению Х-лучами без предварительной обработки углекислотой или аммиаком. Папалашвили (1935) показал, что частота транслокаций у подвергшихся облучению Х-лучами самцов *D. melanogaster* значительно повышается, если облученные самцы были предварительно подвергнуты в течение 24 часов действию низкой температуры (0°). Медведев (1936) подтвердил эти данные, получив увеличение процента появления летальных мутаций у *D. melanogaster* при комбинированном воздействии Х-лучей и низкой температуры (0°) по сравнению с контролем, где облучение проводилось при температуре 20°. Облучение же Х-лучами при высокой температуре (37°) дало уменьшение процента летальных мутаций по сравнению с контролем.

Таков краткий обзор итогов исследований комбинированного действия Х-лучей и других физических и химических агентов на мутационный процесс.

В результате этих исследований можно считать установленным, по крайней мере в отношении некоторых химических агентов (соли тяжелых металлов, аммиак, углекислота), что изменения физиологического состояния клетки, вызываемые этими агентами, приводят к изменениям способности гена мутировать.

Однако исследования этого типа пока не сумели дать решения вопроса о количественной и качественной специфичности действия различных факторов на мутационный процесс. Основным препятствием для развития подобного рода работ, особенно в отношении химических агентов, являются трудности методики. Слишком слабые концентрации химических веществ задерживаются соматическими клетками организма и не всегда проникают в половые клетки, сильные же концентрации этих веществ зачастую вызывают не мутацию, а гибель клетки. Преодоление этих трудностей значительно расширило бы возможности и перспективы подобных исследований.

Второй путь исследования влияния на мутационный процесс изменений физиологического и физико-химического состояния половой клетки и ее составных частей заключается в изучении изменений нормы реакции половых клеток различного возраста и пола на воздействие Х-лучами.

Гаррис (1929) показал, что индуцированные Х-лучами сцепленные с полом летальные мутации возникают значительно реже при облучении незрелых половых клеток, чем при облучении зрелых сперматозоидов. В том же году Гансон и Винкельман показали аналогичные результаты для видимых мутаций, а Гансон и Гейс — для летальных, сцепленных с полом, мутаций. Такие же данные по рецессивным, сцепленным с полом, летальным мутациям были несколько позже получены Тимофеевым-Рессовским (1930). В 1931 г. Н. И. Шапиро показал, что при облучении Х-лучами незрелых половых клеток обнаруживается в потомстве меньшее число транслокаций, чем в потомстве от облучавшихся той же дозой Х-лучей зрелых половых клеток.

В течение последующих лет рядом исследований было показано, что аналогичные закономерности наблюдаются для всех известных нам типов мутационных изменений (само собой разумеется, кроме мутаций кариотипа). Так, М. Е. Нейгаузом (1934) установлено снижение процента обнаруженных видимых, сцепленных с полом, мутаций, делеций и аутосомных доминантных мутаций у самцов *D. melanogaster* при облучении незрелых половых клеток, по сравнению с облучением зрелой спермы. Муром получены аналогичные данные в отношении видимых, сцепленных с полом, мутаций при облучении взрослых самцов *D. melanogaster* и личинок этой мухи в возрасте 36 и 72 часов с момента откладки яйца. Шапиро и Серебровская исследовали частоту мутирования 2-й хромосомы в незрелых половых клетках самцов *D. melanogaster* и обнаружили уменьшение процента аутосомных рецессивных леталей в незрелых клетках по сравнению со зрелыми. Богаченко и Лобашов (1936) подтвердили данные Шапиро (1931) о понижении частоты возникновения аутосомных транслокаций в незрелых половых клетках по сравнению со спермиями. Берман (1936), исследовавший частоту возникновения инверсий в 3-й хромосоме у *D. melanogaster*, показал, что в сперме, израсходованной самцом на 21—28-й день после облучения, инверсий вообще не оказалось.

Указания о влиянии пола на мутационный процесс также имеются у ряда авторов. Так, Меллер и Альтенбург (1930) обнаружили повышение хромосомных аберраций у самцов по сравнению с самками. На наличие половых различий в частоте мутирования у *D. melanogaster* указывается и в других работах Меллера.

Исследование Н. И. Шапиро и М. Е. Нейгауза (1933) показало, что процент транслокаций и аутосомных летальных мутаций, обнаруживаемых в потомстве облученных виргинных самок, значительно меньше, чем при облучении зрелых половых клеток самцов, и приблизительно соответствует частоте этих же типов мутаций, обнаруживаемых в потомстве от спермы,

облучавшейся на ранних стадиях своего развития. Последние авторы объясняют эти результаты тем, что при облучении виргинных самок действию Х-лучей подвергаются незрелые половые клетки (так как процесс редукционного деления проходит в яйцеклетке уже после оплодотворения сперматозоидом). Исходя из этих соображений, Шапиро и Нейгауз приходят к выводу, что различия в частотах мутирования при облучении различных полов не зависят от полового диморфизма, а, повидимому, могут быть сведены к возрастным различиям облучавшихся клеток. Мур (1934), исследовавший частоту возникновения видимых, сцепленных с полом, мутаций у *D. melanogaster*, и Косиков (1936), изучавший частоту возникновения летальных мутаций в Х-хромосоме у *D. simulans*, показали, что при облучении сперматозоидов процент мутаций значительно выше, чем при облучении яйцеклеток; при облучении же половых клеток, находящихся на ранних стадиях развития, процент мутаций у самцов оказывается ниже, чем у самок.

Все цитированные выше исследования дают право считать установленным тот факт, что мутации в незрелых зародышевых клетках под влиянием облучения Х-лучами обнаруживаются значительно реже, чем в зрелых зародышевых клетках.

Зависимость частоты мутационных изменений от возраста половых клеток обнаружена не только для мутаций, индуцируемых Х-лучами или другими агентами, но и для спонтанно возникающих мутаций. Бриджес (1919) показал, что большая часть (около $^3/_4$) исследованных им спонтанно возникших доминантных видимых мутаций возникла как единичные мутации, остальная же часть (около $^1/_4$) возникла «пучками». Бриджес делает из этого вывод, что большая часть спонтанно возникающих мутаций появляется в зрелых половых клетках. Аналогичные результаты получены и Меллером (1920), изучавшим мутирование гена white, а также Альтенбургом (1934) и Уордом (1935). Нейгауз (1936) подтвердил эти выводы, показав, что огромное большинство (приблизительно $^4/_5$) всех обнаруженных в исследованном им материале, сцепленных с полом, леталей возникло в зрелых половых клетках, и только $^1/_5$ всех наблюдавшихся спонтанных мутаций этого типа возникала пучками *.

Еще в 1929 г. Меллер (см. работу Гарриса, 1929) выдвинул для объяснения фактов различной мутабильности зрелых и незрелых половых клеток гипотезу зачаткового отбора. Согласно этой гипотезе, частота мутирования одинакова на всех стадиях спермиогенеза, но летальные мутации, возникшие в незрелых половых клетках, приводят клетку к гибели. В зрелых же половых клетках, как показали Меллер и Сеттльс (1927), гены не функционируют, и летальные мутации не влекут гибели клетки.

Эта гипотеза Меллера применима, однако, только к мутациям, возникшим в Х-хромосоме. Между тем многочисленные приведенные нами выше данные показывают изменение частоты мутирования в зависимости от возраста половых клеток по всем известным нам типам аутосомных мутаций, где зачатковый отбор не может иметь места. Существенный интерес для выяснения значения зачаткового отбора представляет работа Н. И. Шапиро (1936), показавшая путем сравнения соотношения частот мутирования половой и 2-й хромосомы в зрелых и незрелых зародышевых клетках *D. melanogaster*, что зачатковый отбор, хотя и играет известную роль в уменьшении частоты обнаруженных в незрелых клетках рецессивных, сцепленных с полом, леталей, но не является основной причиной этого уменьшения.

Нам кажется, что приведенные выше работы можно рассматривать как доказательство различного реагирования зрелых и незрелых половых клеток на облучение Х-лучами и как косвенное подтверждение гипотезы о различной чувствительности наследственного вещества зрелых и незрелых половых клеток по отношению к Х-лучам**.

---

* Данные по естественному мутационному процессу не позволяют, однако, с уверенностью утверждать, что мутации с большей частотой возникают в сперматозоидах, чем в незрелых половых клетках, так как даже при одинаковых темпах мутирования на всех стадиях спермиогенеза мы все же чаще наблюдали бы единичные мутации, чем появление «пучков» идентичных мутаций (Меллер, 1920).

** Не все генетики считают этот вопрос окончательно выясненным. Так, Тимофеев-Рессовский (1937) в сводке по мутационному процессу, давая обзор работ по изучению зависимости частоты мутирования от возраста и пола зачатковых клеток, приходит к выводу, что хотя влияние возраста на частоту мутирования весьма вероятно, но оно все же не вполне доказано и вопрос этот подлежит дальнейшему экспериментальному изучению. При этом Тимофеев-Рессовский ссылается на свои данные (1930) по видимым, сцепленным с полом, мутациям и на данные Сидорова (1931) по рецессивным аутосомным леталям. Оба эти автора не обнаружили разницы в частоте мутирования зрелых и незрелых половых клеток у *D. melanogaster*. Однако нам кажется, что здесь виноваты не вполне адэкватная методика и недостаточность материала. В работе Тимофеева-Рессовского (1930) выводы делались на основании очень незначительного цифрового материала. Кроме того, автором не была достаточно уточнена методика. Он брал сперму на 1—15-й день после облучения и сравнивал со спермой, использованной в течение 15—30-го дня после облучения. Такая методика недостаточно точна, так как самец *D. melanogaster* обычно расходует сперму в течение 10—12 дней, и поэтому в группу зрелой спермы могла попасть часть клеток, облучавшихся в незрелом состоянии. Гораздо более четкие результаты должны получиться при сравнении спермы, израсходованной на 1—6-й день после облучения, со спермой того же самца, израсходованной на 20—26-й день после облучения.

В работе Сидорова (1931) не учтена возможность спонтанной, обычно весьма значительной, зараженности подопытного материала леталями до облучения. (Продолжение на стр. 648).

Однако, дав в общей форме косвенное подтверждение гипотезы различной чувствительности наследственного вещества зрелых и незрелых клеток к X-лучам, ни одна из этих работ не сумела еще вскрыть глубокой биологической природы этой различной чувствительности. Основная задача дальнейших исследований в этой области заключается в конкретизации понятия «чувствительность наследственного вещества» и в выяснении биологической природы этой чувствительности. Осуществление этой задачи требует более глубокого изучения изменений физиологического и физико-химического состояния зародышевой клетки.

В то же время перед дальнейшим исследованием стоит еще одна задача, имеющая значение как для дальнейшего развития теоретической генетики, так и для практического овладения мутационным процессом. Это — задача выяснения качественного характера различий мутационного процесса на разных этапах развития зародышевой клетки. Если бы выяснилось, что количественные различия, улавливаемые нами на разных этапах развития зародышевой клетки, являются лишь видимым проявлением качественных различий и что на разных этапах развития зародышевой клетки возникают не только количественно, но и качественно в каких-либо отношениях отличные мутации, то был бы найден один из подходов к овладению мутационным процессом.

Существенное значение для развития подобных исследований могло бы иметь также уточнение слишком общего и грубого термина «незрелая зародышевая клетка». Фактически этот термин применялся до сих пор для характеристики самых различных стадий развития половой клетки, от недифференцированной еще половой клетки или молодой сперматогонии до сперматиды. Между тем в процессе созревания клетка проходит ряд этапов развития, в течение которых многократно меняется метаболизм клетки и ее физико-химическое состояние. Более глубокое и всестороннее изучение этапов развития половой клетки, изучение химизма зародышевой плазмы и особенностей обмена на разных этапах развития половой клетки и сопоставление этих данных с генетическими данными о темпах мутационного процесса могло бы не только способствовать выяснению глубоких биологических причин мутаций, но и указать новые пути воздействия на гены и генотип организма в целях получения специфических мутаций.

Исходя из приведенных выше соображений, мы и поставили эксперимент для выяснения того, как меняется реакция незрелой половой клетки на облучение X-лучами на разных стадиях ее развития (недифференцированная половая клетка, сперматогония, сперматоцит и т. д.).

Методика и результаты эксперимента

а) Частота возникновения летальных мутаций в сперматозоидах и в незрелых половых клетках, находящихся на различных стадиях развития

Исследовалась частота возникновения летальных мутаций на разных этапах развития клетки. С целью устранения возможности зачаткового отбора работа велась со 2-й хромосомой.

Облучению рентгеном подвергались: 1) яйца и молодые личинки *D. melanogaster* в возрасте 4—16 часов с момента откладки яйца; 2) половые клетки взрослых личинок в возрасте 60—72 часов с момента откладки яйца; 3) половые клетки взрослых самцов. От облученных взрослых самцов были поставлены 2 серии исследований: а) исследовалась частота возникновения летальных мутаций

В настоящей нашей работе, где методика дает возможность отличить заражение исходного материала леталями до облучения от леталей, возникших во время облучения, спонтанная зараженность леталями была обнаружена у 5 исходных самцов. Из 158 летальных мутаций, обнаруженных нами в потомстве от облучавшейся зрелой спермы, 67 леталей возникли в потомстве этих 5 самцов. Из 96 леталей, обнаруженных нами в потомстве от спермы, облучавшейся в незрелом состоянии, 64 возникли в потомстве от этих же 5 самцов. Ясно, что методика, не дающая возможности учесть зараженность исходного материала леталями, может исказить результаты опыта и затушевать действительные закономерности мутирования зрелых и незрелых половых клеток.

в сперматозоидах (потомство, полученное от спермы, израсходованной облученными самцами в течение первых шести дней после рентгенизации) и б) исследовалась частота возникновения мутаций в незрелых зачатковых клетках (потомство, полученное от спермы, израсходованной теми же самцами на 20—26-й день после облучения).С 6-го дня после рентгенизации и до 20-го дня анализируемые самцы содержались вместе с самками, но потомство не исследовалось. Опыт проводился при температуре 20°. Исследуемые яйца, личинки и взрослые мухи содержались на стандартном корму, приготовленном по рецепту Оффермана (DIS № 5). Таким образом, методика работы давала возможность не только выявить различие в частоте мутационного процесса между зрелыми (серия 1, табл. 1, 2 и 3) и незрелыми (серии 2, 3, 4, табл. 1, 2 и 3) зародышевыми клетками, но и установить, существуют ли различия на разных стадиях спермиогенеза (путем сравнения частоты мутаций в сериях 2, 3, 4, табл. 2, 4, 5).

Методика эксперимента была построена так, что давала возможность отличить летальные мутации, появившиеся у исходного самца до облучения X-лучами, от летальных мутаций, возникших в результате облучения.

Рентгенизованные самцы $\frac{Cy}{+}$ (доза 1100 r) скрещивались с самками $\frac{Cy}{L}$. Культуры велись индивидуально. Из F_1 от каждой культуры бралось по 10—15 $\frac{Cy}{+}$, получивших от матери хромосому Cy, а от отца — рентгенизованную нормальную хромосому, и скрещивались (индивидуально) с самками $\frac{Cy}{L}$. В F_2 брались из каждой пробирки самцы и самки $\frac{Cy}{+}$ и скрещивались между собой. В культурах, где летали во 2-й хромосоме не было, появлялись в F_3 $^2/_3$ мух $\frac{Cy}{+}$ и $^1/_3$ фенотипически нормальных. В культурах, где имелась леталь по 2-й хромосоме, фенотипически нормальные мухи (гомозиготные по хромосоме, содержащей леталь) не появлялись. Если леталь у исходного самца возникла в результате облучения рентгеном, то летальными оказывались лишь одна или несколько культур от этого самца. Если же имелось заражение исходного самца летальной мутацией до облучения, то все половые клетки его несли эту мутацию, и поэтому все культуры F_3, полученные от него, оказывались летальными и не учитывались.

Полученные результаты приведены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Частота возникновения летальных мутаций во 2-й хромосоме у *Drosophila melanogaster* под влиянием облучения X-лучами. Доза 1100 r (первый опыт)

Table 1

Lethal mutation rate in the 2d chromosome of *Drosophila melanogaster* under the influence of X-rays treatment. Dosage 1100 r (experiment 1)

№ серии Number of series	На какой стадии проводилось облучение The stage treated	Число исследованных хромосом Number of chromosomes studied	Число возникших леталей Number of lethals arisen	Процент возникновения леталей Percentage of arising lethals
1	Зрелые половые клетки имаго Mature germ cells of imago	503	54	10.74 ± 1.38
2	Незрелые половые клетки имаго Immature germ cells of imago	1089	32	2.94 ± 0.51
3	Половые клетки, облученные на стадии яйца (4—16 часов с момента откладки) . . . . . Germ cells treated in the egg (4—16 hours since egg-laying)	426	10	2.35 ± 0.73
4	Половые клетки, облученные на стадии взрослых личинок (60—72 часа с момента откладки яйца) . . . . Germ cells treated in adult larvae (60—72 hours since egg-laying)	1076	52	4.83 ± 0.65

Как видно из табл. 1, наиболее высокий процент мутаций дали половые клетки, облучавшиеся на стадии сперматозоида (10.74% ± 1.38). Значительно меньшей оказалась частота мутаций, обнаруженных в потомстве от облученных взрослых личинок (4.83% ± 0.65); однако эта частота оказалась значительно выше, чем в потомстве, происходившем от половых клеток, облучавшихся на стадии яйца (2.35% ± 0.73), и чем в потомстве от спермы взрослых самцов, израсходованной на 20—26-й день после облучения (2.94% ± 0.51)*.

Сравнение каждой из этих 4 серий с остальными 3 сериями дает следующие результаты: сопоставление частот мутирования зрелой и незрелой спермы, облучавшейся в семенниках взрослых мух (серии 1 и 2), показывает, что разница между частотами мутирования при сравнении этих серий превышает в 5.37 раз свою ошибку, т. е. что эта разница вполне реальна. Такие же результаты получаются при сравнении частоты мутирования зрелой спермы облученных imago (серия 1) с частотой мутаций в потомстве облученных яиц 4—16-часового возраста (серия 3) и с частотой мутирования облученных зачатковых клеток личинок 60—72-часового возраста (серия 4). При сравнении серий 1—3 разница превышает свою ошибку в 5.39 раза, а при сравнении серий 1—4 разница превышает свою ошибку в 3.95 раза. Таким образом, во всех случаях сравнения частот мутирования зрелой и незрелой спермы получена реальная разница.

Несколько иные результаты получаются при сравнении частот мутирования различных стадий развития незрелых зачатковых клеток. При сопоставлении частот мутирования в результате облучения серий 2—3 (незрелые зародышевые клетки взрослых мух и незрелые зародышевые клетки яиц 4—16-часового возраста) разница оказывается меньше, чем ее одинарная ошибка (0.66). Сравнение частот мутирования серий 2—4 (незрелые половые клетки имаго и незрелые половые клетки личинок 60—72-часового возраста) показывает явную тенденцию к повышению частот мутирования в серии 4 по сравнению с серией 2 (разница превышает свою ошибку в 2.28 раза).

Еще яснее проступает тенденция к повышению частоты мутирования в серии 4 (половые клетки личинок 60—72-часового возраста) при сравнении с серией 3 (яйца 4—16 часов). В этом случае разница превышает свою ошибку в 2.53 раза. Однако как при сравнении серий 2—4, так и при сравнении серий 3—4 разница не превышает своей утроенной ошибки. Поэтому для уточнения полученных результатов и для проверки того, является ли реальной наблюдавшаяся нами у взрослых личинок тенденция к повышению частоты появления летальных мутаций по сравнению с другими исследованными нами типами половых клеток, был проведен дополнительный эксперимент, результаты которого показаны на табл. 2.

Дополнительный опыт, как видно из табл. 2, подтвердил данные, наблюдавшиеся в первом опыте. При исследовании потомства незрелых половых клеток облученных имаго (143 хромосомы) мутаций в этом опыте не возникло. Разница же частот мутирования при облучении яиц и взрослых личинок превышает свою ошибку в 4.66 раза (разница частот мутирования составляет 4.38%, а m. diff. равно 0.94). Объединенные данные по обоим опытам (основному и дополнительному) показаны в табл. 3 и 4.

Как видно из табл. 3 и 4, объединенные данные по обоим опытам показывают, что разница между частотами мутирования яиц и личинок превышает свою ошибку в 4.87 раза, а разница между частотами мутирования незрелых

* Вычисление средней ошибки процента мутаций в незрелых половых клетках не может быть произведено достаточно точно, так как нельзя установить, какое количество клеток было подвергнуто облучению. Несомненно, что вычисленная нами величина средней ошибки несколько преуменьшена, так как при ее вычислении принималось во внимание только число исследованных хромосом, а число облученных хромосом, проанализированных нами, не могло быть учтено. Число это в действительности значительно меньше, чем число исследованных хромосом, так как каждая облученная на ранней стадии клетка многократно делится, и нами исследуется ряд хромосом, происшедших от этой облученной клетки. Тем не менее мы считаем, что вычисление в данном случае средней ошибки дает достаточную ориентировку в том, насколько установленный нами процент возникновения мутаций отображает действительную частоту мутирования в незрелых половых клетках.

Таблица 2

Частота возникновения летальных мутаций во 2-й хромосоме у *D. melanogaster* под влиянием облучения Х-лучами. Доза 1100 *r*. (Дополнительный опыт)

Table 2

Lethal mutation rate in the 2d chromosome of *D. melanogaster* under the influence of X-rays treatment. Dosage 1100 *r*. (Supplementary experiment)

№ серий Number of series	На какой стадии производилось облучение The stage treated	Число исследованных хромосом Number of chromosomes studied	Число возникших леталей Number of lethals arisen	Процент возникновения леталей Percentage of arising lethals
1	Зрелые половые клетки имаго Mature germ cells of imago	Не исследовались		
2	Незрелые половые клетки имаго Immature germ cells of imago	143	—	—
3	Половые клетки, облученные на стадии яйца (4—16 часов с момента откладки) . . . . . Germ cells treated in the egg (4—16 hours since egg-laying)	504	7	1.39 ± 0.39
4	Половые клетки, облученные на стадии взрослых личинок) (60—72 часа после откладки яйца) . . . . Germ cells treated in adult larvae (60—72 hours since egg-laying)	676	39	5.77 ± 0.80

Таблица 3

Частота возникновения летальных мутаций во 2-й хромосоме у *D. melanogaster* под влиянием облучения Х-лучами. Доза 1100 *r* (Объединенные данные по обоим опытам)

Table 3

Lethal mutation rate in the 2d chromosome of *D. melanogaster* under the influence of X-ray treatment. Dosage 1100 *r*. (Data of both experiments summarized)

№ серий Number of series	На какой стадии производилось облучение The stage treated	Число исследованных хромосом Number of chromosomes studied	Число возникших леталей Number of lethals arisen	Процент возникновения леталей Percentage of arising lethals
1	Зрелые половые клетки имаго . . . . Mature germ cells of imago	503	54	10.74 ± 0.38
2	Незрелые половые клетки имаго . . . . Immature germ cells of imago	1232	32	2.6 ± 0.45
3	Половые клетки, облученные на стадии яйца (4—16 часов после откладки) . . . . Germ cells treated in the egg (4—16 hours since egg-laying)	930	17	1.83 ± 0.44
4	Половые клетки, облученные на стадии взрослых личинок (60—72 часа после откладки яйца) . . . . Germ cells treated in adult larvae (60—72 hours since egg-laying)	1755	91	5.19 ± 0.53

Таблица 4

Сопоставление частот мутирования половых клеток на разных стадиях спермиогенеза у *D. melanogaster*. (Объединенные данные по обоим опытам)

Table 4

Comparison of mutation rate in germ cells on different stages of the spermiogenesis of *D. melanogaster*. (Data of both experiments summarized)

Какие серии сравниваются между собой The series compared	Процент аутосомных леталей Percentage of autosomal lethals	M. diff.	m. diff.	M. diff. / m. diff.
Серия 1—2 **Series 1—2**				
Зрелые половые клетки имаго . . . . Mature germ cells of imago	10.74	8.14	± 1.45	5.66
Незрелые половые клетки имаго . . . . Immature germ cells of imago	2.6			
Серия 1—3 **Series 1—3**				
Зрелые половые клетки имаго . . . . Mature germ cells of imago	10.74	8.91	± 1.45	6.14
Половые клетки, облученные на стадии яйца (4—16 часов после откладки) . . . . Germ cells treated in the egg (4—16 hours since egg-laying)	1.83			
Серия 1—4 **Series 1—4**				
Зрелые половые клетки имаго . . . . Mature germ cells of imago	10.74	5.55	± 1.48	3.75
Половые клетки, облученные на стадии взрослой личинки (60—72 часа после откладки яйца) . . . . Germ cells treated in the adult larvae (60—72 hours since egg-laying)	5.19			
Серия 2—4 **Series 2—4**				
Незрелые половые клетки имаго . . . . Immature germ cells of imago	2.6	2.59	± 0.70	3.70
Половые клетки, облученные на стадии взрослой личинки (60—72 часа после откладки яйца) . . . . Germ cells treated in the adult larvae (60—72 hours since egg-laying)	5.19			
Серия 3—4 **Series 3—4**				
Половые клетки, облученные на стадии яйца (4—16 часов после откладки) . . . . Germ cells treated in the egg (4—16 hours since egg-laying)	1.83	3.36	± 0.69	4.87
Половые клетки, облученные на стадии взрослой личинки (60—72 часа после откладки яйца) . . . . Germ cells treated in the adult larvae (60—72 hours since egg-laying)	5.19			

половых клеток имаго по сравнению с половыми клетками взрослых личинок превышает свою ошибку в 3.7 раза. Сопоставление же частот мутирования незрелых половых клеток имаго и половых клеток, облученных в яйцах 4—16-часового возраста, показывает отсутствие реальной разницы (разница всего лишь в 1.21 раза превышает свою ошибку). Таким образом, из наших данных видно: 1) что летальные мутации обнаруживаются в зрелой сперме значительно чаще, чем во всех исследованных нами типах незрелых половых клеток, причем разница между частотами мутирования зрелых спермиев и частотами мутирования любого из исследованных нами типов незрелых половых клеток превышает свою утроенную ошибку; 2) что в различных типах незрелых половых клеток частота обнаружения летальных мутаций различна. В незрелых половых клетках, подвергшихся действию X-лучей на стадии взрослой личинки, эта частота значительно выше, чем в других типах незрелых половых клеток (незрелые половые клетки имаго и половые клетки личинок 4—16-часового возраста), подвергшихся облучению. Разница, получающаяся при сравнении частот мутирования личинок 60—72-часового возраста, с каждым из остальных исследованных типов незрелых половых клеток, статистически вполне достоверна, превышая свою утроенную ошибку. Различия же между частотами мутирования яиц 4—16-часового возраста и незрелых половых клеток имаго (сперма, использованная на 20—26-й день после облучения) незначительны и статистически недостоверны.

б) Частота возникновения мутаций, понижающих жизнеспособность (полуleталей), на разных стадиях спермиогенеза

Еще в первых работах Меллера с X-лучами было показано, что при облучении половых клеток *D. melanogaster* возникают, наряду с видимыми и летальными мутациями, мутации полулетальные, влияющие на жизнеспособность обладающих ими особей. Значительная часть потомства, гомизиготного по полулеталям, гибнет, в результате чего сильно искажается соотношение различных классов потомства. Указания на это имеются еще в работе Меллера (1928) и ряда других авторов, но специальных исследований полулеталей не производилось до 1933 г.

В 1933 г. Гоуэн и Гей, исследовавшие вопрос о числе и величине генов у *Drosophila*, получили 44 видимых мутации и 320 летальных мутаций. Эти авторы показали, что громадное большинство полученных ими видимых мутантных генов оказалось в той или иной мере влияющим на жизнеспособность особей. Однако составленная Гоуэном и Геем кривая, показывающая частоту возникновения полулеталей, в различной степени снижающих жизнеспособность, не может быть нами использована, так как речь у этих авторов идет только о видимых мутациях, вызывающих, наряду с наследственными изменениями видимых признаков, также и более или менее выраженное изменение жизнеспособности. Нас же интересует частота всех возникающих у особи полулеталей независимо от того, влияют или не влияют они на видимые морфологические признаки.

Подобное исследование проведено Ф. А. Смирновым (1934), получившим среди 250 исследованных им половых хромосом 40 летальных мутаций (16%) и 24 полулетали (9.6%), в разной степени снижавших жизнеспособность обладающих ими особей. Таким образом, в работе Смирнова полулетали в облученных зрелых спермиях *Drosophila* возникают несколько реже, чем летальные мутации. Проведенное нами вычисление показало, что эта разница частот возникновения леталей и полулеталей, полученная в работе Смирнова, статистически недостоверна. Другие данные по частоте возникновения полулеталей в половой хромосоме у *Drosophila* получил Тимофеев-Рессовский (1934). Этот автор показал, что мутации, не влияющие на видимые морфологические признаки, но вызывающие наследственные изменения жизнеспособности (снижение жизнеспособности на 20—70%), возникают в половой хромосоме у *D. melanogaster* при облучении зрелых спермиев приблизительно в 2 раза чаще, чем летальные мутации. Таким образом, по относительной частоте возникновения леталей и полулеталей в зрелой сперме имеются противоречивые данные. Соотношение же частот возникновения полулеталей в зрелых и незрелых половых клетках вообще никем не исследовалось. Анализ частот возникновения полулеталей на разных стадиях спермиогенеза мог оказаться полезным и в другом отношении.

Если предполагать, что уменьшение частот мутирования на разных стадиях развития половых клеток связано с тем, что на этих стадиях не возникает хромосомных аберраций, и если допустить, что полулетали меньше связаны с хромосомными аберрациями, чем летали, то возможно, что различие между частотами мутирования на разных стадиях развития половых клеток может значительно менее ярко проявиться в отношении полулетальных мутаций, чем в отношении леталей.

Указания на значительно более резкое уменьшение частоты хромосомных аберраций в незрелой сперме по сравнению с точковыми мутациями имеются в ряде работ.

Шапиро (1931) и Шапиро и Нейгауз (1933) доказали, что в незрелой сперме транслокации обнаруживаются значительно реже, чем точковые мутации. Уорл (1935), облучавший альфа-частицами радия яйца *D. melanogaster* через 2—3 часа после оплодотворения, показал, что ни одна из возникших на этой стадии развития леталей не оказалась связанной с транслокациями или инверсиями. Такие же результаты получил Альтенбург (1934—1936), облучавший яйца *D. melanogaster* ультрафиолетовыми лучами.

Аналогичные данные получены нами (1936) при исследовании частоты возникновения инверсий в незрелых половых клетках. Практически в исследованном нами материале частота возникновения инверсий в 3-й хромосоме, в сперме, израсходованной самцом на 21—28-й день после облучения, оказалась равной нулю. Шапиро (1936), поставивший специальный эксперимент для решения вопроса о том, возникают ли хромосомные аберрации в незрелых половых клетках, показал путем исследования леталей, возникших в незрелых половых клетках, что летали эти не связаны с транслокациями и другими хромосомными аберрациями, подавляющими кроссинговер. Все эти данные делали возможным предположение, что различия между частотами возникновения полулеталей на разных стадиях спермиогенеза могут носить менее резкий характер, чем у леталей.

Полученный нами материал был проанализирован как с целью сопоставления частот возникновения леталей и полулеталей (мутаций, понижающих жизнеспособность особей), так и с целью выяснения вопроса о том, подчиняются ли полулетали в отношении сравнительной частоты их возникновения в зрелых и незрелых половых клетках тем же закономерностям, что и летальные мутации.

Определение мутаций, понижающих жизнеспособность (полулеталей), производилось по соотношению классов *Cy* и Normal в исследуемых нами культурах. В случае отсутствия летали в F_3 должно было появиться $^2/_3$ мух F_3 *Cy* и $^1/_3$ Normal.

При наличии летали в исследуемых нами облученных культурах нормальные мухи в F_3 не появлялись. В случае же наличия полулетали количество нормальных мух было значительно уменьшено. Если отклонение от нормальных соотношений между *Cy* и Normal (в сто-

Таблица 5

Процент возникновения понижающих жизнеспособность мутаций (полулеталей) во 2-й хромосоме у *D. melanogaster* под воздействием X-лучей. Доза 1100 *r*

Table 5

Percentage of mutations weakening viability (semi-lethals), arising in the 2d chromosome of *D. melanogaster* under the influence of X-rays treatment. Dosage 1100 *r*

№ серий Number of series	На каких стадиях проводилось облучение The stage treated	Сколько хромосом исследовано Number of chromosomes studied	Количество мутаций, понижающих жизнеспособность полулеталей Number of mutations weakening viability of semilethals	Процент мутаций, понижающих жизнеспособность, полулеталей Percentage of mutations weakening viability of semilethals
1	Зрелые половые клетки имаго Mature germ cells of imago	367	93	25.34 ± 2.27
2	Незрелые половые клетки имаго Immature germ cells of imago	391	26	6.65 ± 1.15
3	Яйца (возраст) 4—16 часов после откладки Eggs (age 4—16 hours since egg-laying)	244	20	8.19 ± 1.76
4	Взрослые личинки (60—72 часа после откладки яйца) Adult larvae (age 60—72 hours since egg-laying)	334	48	14.37 ± 1.92

Таблица 6

Сравнение частот возникновения понижающих жизнеспособность мутаций во 2-й хромосоме у *D. melanogaster* на разных стадиях развития облучавшейся клетки

Table 6

Comparison of frequencies of arising mutations weakening viability in the 2d chromosome of *D. melanogaster* on different stages of development of the treated cell

Какие серии сравниваются между собой The series compared	Процент мутаций, понижающих жизнеспособность Percentage of mutations weakening viability	M. diff.	m. diff.	M. diff. / m. diff.
Серия 1—2 Series 1—2				
Зрелые половые клетки имаго . . . . Mature germ cells of imago	25.34	18.69	2.54	7.35
Незрелые половые клетки имаго . . . . Immature germ cells of imago	6.65			
Серия 1—3 Series 1—3				
Зрелые половые клетки имаго . . . . Mature germ cells of imago	25.34	17.15	2.87	5.97
Яйца (возраст 4—16 часов с момента откладки) Eggs (age 4—16 hours since egg-laying)	8.19			
Серия 1—4 Series 1—4				
Зрелые половые клетки имаго . . . . Mature germ cells of imago	25.34	10.97	2.97	3.69
Взрослые личинки (возраст 60—72 часа с момента откладки) . . . . Adult larvae (age 60—72 hours since egg-laying)	14.37			
Серия 2—3 Series 2—3				
Незрелые половые клетки имаго . . . . Immature germ cells of imago	6.65	1.54	2.10	0.73
Яйца (4—16 часов с момента откладки) . . . Eggs (age 4—16 hours since egg-laying)	8.19			
Серия 2—4 Series 2—4				
Незрелые половые клетки имаго . . . . Immature germ cells of imago	6.65	7.72	2.24	3.44
Взрослые личинки (60—72 часа с момента откладки яйца) . . . . Adult larvae (age 60—72 hours since egg-laying)	14.37			
Серия 3—4 Series 3—4				
Взрослые личинки (возраст 60—72 часа с момента откладки яйца) . . . . Adult larvae (age 60—72 hours since egg-laying)	14.37	6.18	2.60	2.39
Яйца (возраст 4—16 часов с момента откладки яйца) . . . . Eggs (age 4—16 hours since egg-laying)	8.19			

рону редукции класса Normal) превышало более, чем в 3 раза, свою ошибку, то такое отклонение считалось реальным и культура, где оно было обнаружено, относилась нами к полулеталям.

Примененная нами методика давала возможность учесть как полулетали только те культуры, где жизнеспособность была снижена не меньше, чем на 25—30%.

Просчет 3218 мух в контроле показал наличие некоторых колебаний в соотношениях классов потомства от культуры к культуре, однако общее количество мух, подсчитанных в контроле, показало почти идеальные отношения (2076 *Cy* : 1142 Normal).

Было исследовано 367 культур от облучавшихся зрелых сперматозоидов, 334 культуры от облучавшихся взрослых личинок (60—72 часа с момента откладки яйца), 244 культуры от яиц, облучавшихся в возрасте 4—16 часов с момента откладки, и 391 культура от облучавшихся незрелых половых клеток имаго.

Полученные результаты приведены в табл. 5 и 6.

Табл. 5 и 6 показывают, что и в отношении зависимости частоты возникновения полулеталей от возраста половых клеток наблюдается та же тенденция, что и в отношении леталей.

Яйца, облучавшиеся в возрасте 4—16 часов с момента откладки, и незрелые половые клетки облученных имаго дают приблизительно одинаковый процент возникновения полулеталей. Оба эти типа незрелых клеток показывают значительное уменьшение процента возникновения полулеталей по сравнению с взрослыми личинками. Тенденция эта, однако, при сравнении частот мутирования взрослых личинок и яиц 4—16-часового возраста не достигает полной достоверности. Разница частот превышает свою ошибку лишь в 2.39 раза. Это может быть объяснено тем, что сравнительно небольшое количество материала, проанализированного нами для выявления процента полулеталей, и, в связи с этим, большая величина ошибки не дали возможности так четко выявить разницы частот мутирования полулеталей, как это было сделано нами в отношении частот мутирования летальных мутаций.

Возможно, что известную роль здесь играет и некоторая неточность применявшейся нами методики. Линия, служившая нам для исследования, не была предварительно проведена через ряд поколений инбридинга, и гетерогенность линии могла отразиться на результатах.

Что касается соотношения частот возникновения леталей и полулеталей в различных типах незрелых половых клеток, то, как можно судить из приведенных нами данных в табл. 7, эти соотношения, повидимому, не меняются в различных типах половых клеток.

Сравнение частот возникновения леталей и полулеталей на разных стадиях спермиогенеза (табл. 7) показывает, что процент возникновения последних во всех типах исследованных нами половых клеток значительно выше, чем процент возникновения леталей. Так, в облучавшихся зрелых половых клетках имаго возникло летальных мутаций 10.8% ± 1.39, а мутаций, понижающих жизнеспособность, возникло 25.34% ± 2.27. В незрелых половых клетках облучавшихся имаго возникло летальных мутаций 2.6% ± 0.45, а мутаций, понижающих жизнеспособность, появилось 5.37% ± 1.14.

В половых клетках облучавшихся взрослых личинок (60—72 часа с момента откладки яйца) возникло летальных мутаций 6.19% ± 0.53, а мутаций, понижающих жизнеспособность, — 14.37% ± 1.92. Наконец, в половых клетках облученных яиц (4—16 часов с момента откладки яиц) возникло летальных мутаций 1.82% ± 0.44, а мутаций, понижающих жизнеспособность, — 8.19 ± ± 1.76.

Таким образом, как видно из табл. 7, в исследованных нами культурах возникло примерно в $2^1/_2$ раза больше полулетальных мутаций, чем леталей.

Наши данные не вполне сравнимы с данными Смирнова (1934) и Тимофеева-Рессовского (1934), так как эти авторы работали с половыми хромосомами, а не с аутосомами. Кроме того, различия методики и неизогенность примененной нами линии также весьма затрудняют сравнение. Тем любопытнее факт почти полного совпадения полученных нами результатов с данными Тимофеева-Рессовского, считающего, что мутации, снижающие жизнеспособность больше, чем на 20%, встречаются в 2—$2^1/_2$ раза чаще, чем летальные мутации.

Таблица 7

Сопоставление частоты возникновения леталей в зрелых и незрелых половых клетках у *D. melanogaster*

Table 7

Comparison of lethal and semilethal mutation rate in mature and immature germ cells of *D. melanogaster*

№ серии Number of series	Какие стадии облучались Stages treated	Процент возникновения леталей / Percentage of lethals arisen: Количество исследованных хромосом Number of chromosomes studied	Количество возникших леталей Number of lethals arisen	Процент возникших леталей Percentage of lethals arisen	Процент возникновения полулеталей / Percentage of semilethals arisen: Количество исследованных хромосом Number of chromosomes studied	Количество возникших полулеталей Number of semilethals arisen	Процент возникших полулеталей Percentage of semilethals arisen	Соотношение частот леталей и полулеталей The comparative lethal and semilethal rate	M. diff.	m. diff.	M. diff. / m. diff.
1	Зрелые половые клетки имаго . . . . Mature germ cells of imago	503	54	10.74 ± 1.38	367	93	25.34 ± 2.27	1 : 2.36	14.60	± 2.72	5.37
2	Незрелые половые клетки имаго . . . . Immature germ cells of imago	1232	32	2.60 ± 0.45	391	26	6.65 ± 1.15	1 : 2.56	4.05	± 1.24	3.27
3	Половые клетки, облученные на стадии яйца (4—16 часов с момента откладки) . . . . . . Germ cells treated in the egg (age 4—16 hours since egg-laying)	930	17	1.83 ± 0.44	244	20	8.19 ± 1.76	1 : 4.47	6.36	± 1.81	3.51
4	Половые клетки, облученные на стадии взрослых личинок (60—72 часа с момента откладки яйца) . . . . Germ cells treated in adult larvae (age 60—72 hours since egg-laying)	1755	91	5.19 ± 0.53	334	48	14.37 ± 1.92	1 : 2.77	9.18	± 1.99	4.61

в) Частота возникновения «пучков» идентичных летальных мутаций и величина «пучка» на разных стадиях спермиогенеза

Некоторые данные для сравнительной характеристики стадий развития, на которых проводилось облучение, может дать сравнение частот возникновения «пучков» идентичных летальных мутаций в различных типах исследованных нами незрелых половых клеток.

Особенное значение эти данные могли иметь при установлении стадии развития, на которой возникали мутационные изменения в незрелых половых клетках облученных имаго, что установить при помощи прямого гистологического исследования не представлялось возможным.

Тот факт, что мутация, возникшая в половой клетке, находившейся на ранней стадии своего развития, проявляется в потомстве не в виде единичной «изолированной» мутации, а в виде «пучка» идентичных летальных мутаций и что эта «пучковость» в среднем тем больше, чем моложе была половая клетка в момент возникновения в ней мутации, был использован еще Бриджесом (1919) при исследовании спонтанного мутационного процесса. Пользуясь этим методом, Бриджес показал, что мутации в природе возникают на всех стадиях развития, но что бо́льшая часть мутаций обнаруживается в зрелых половых клетках или на стадиях, близких к зрелости. Из 30 полученных им летальных мутаций около трех четвертей появились как изолированные мутации, а одна четверть состояла из «пучков» идентичных леталей.

Альтенбургом (1934) этот метод был подробно разработан и впервые использован при изучении мутационного процесса, индуцированного ультрафиолетовыми лучами. Уорд (1935) использовал этот метод при исследовании мутационного процесса, индуцированного альфа-частицами радия, Промптов (1934) — при исследовании влияния температуры на мутационный процесс, Сахаров (1934) — при изучении мутационного процесса, индуцированного химическими агентами (иодом). Как указывает Альтенбург (1934), мутация, возникшая под влиянием ионизирующих лучей или других агентов в примордиальной клетке полового зачатка, должна оказаться у 50% сперматозоидов, происшедших от этой клетки. Таким образом, леталь, возникшая на стадии 20 примордиальных клеток, проявится в виде пучка идентичных леталей у 2.5% потомства. Чтобы уловить такой пучок, нужно просчитать не меньше 50—60 гамет от каждого исходного самца, причем даже в этом случае имеется известная вероятность ошибки, т. е. некоторая часть пучков будет уловлена как изолированная мутация (Альтенбург, 1934 и Уорд, 1935).

Однако в действительности «пучки» леталей, даже в случае облучения в сравнительно поздних стадиях развития яйца, проявляются обычно у значительно большего количества потомков, чем это теоретически ожидалось. Уорд объясняет это тем, что значительная часть примордиальных половых клеток гибнет при облучении. Так, из 7 пучков, возникших у Уорда (35) под влиянием облучения альфа-частицами радия, 2 пучка дали летальные мутации у всех 100% потомства, остальные — в 10—20% потомства (при просчете 50—60 гамет от исходного самца).

Исходя из этих данных, мы считали возможным использовать для сравнения частоты и величины «пучков» в различных типах незрелых половых клеток все те культуры, в которых нами было исследовано от 20 до 30 хромосом от исходного самца. При этом очень важным явилось, чтобы количество хромосом, исследованных от каждого исходного самца, было одинаковым для всех трех типов исследованных нами половых клеток.

Для выяснения средней вероятности появления двух или трех идентичных летальных мутаций в потомстве от одного исходного самца вычислялся процент мутаций по отношению к общему числу хромосом, исследованных в данной серии. Полученное число возводилось в квадрат (для выяснения вероятности одновременного возникновения двух неидентичных мутаций от одного самца) или в куб (для выяснения вероятности одновременного возникновения трех неидентичных мутаций), а затем результат умножался на среднее число хромосом от одного самца, исследованное в данной серии.

Сравнение различий в частоте возникновения и величине «пучков» в различных сериях незрелых половых клеток могло при этих условиях дать косвенные данные для суждения о том, на какой стадии развития облученной половой клетки возникали мутационные изменения. Сравнение частоты и величины «пучков» летальных мутаций в различных типах незрелых половых клеток дало нам результаты, показанные в табл. 8.

Как видно из табл. 8, у облучавшихся взрослых личинок 60—72-часового возраста была исследована для установления частота возникновения «пучков» и величины «пучков» 481 хромосома от 23 исходных самцов, в потомстве которых

возникли летальные мутации. Было найдено 26 летальных мутаций, из коих 19 изолированных и 3 «пучка». Средняя величина «пучка» в этой серии равна 2.33 мутации. Вероятность возникновения двух неидентичных мутаций в потомстве от одного самца равна в этой серии 0.064. От облученных незрелых половых клеток имаго было исследовано 214 хромосом от 9 исходных самцов, в потомстве которых возникли летальные мутации. Было найдено 18 летальных мутаций, из которых 5 возникли как изолированные летали, а 4 возникли «пучками». Величина «пучка» в этой серии равна 3.25 мутации. Теоретическая вероятность возникновения трех неидентичных мутаций в потомстве от одного самца равна 0.0142.

От облученных яиц 4—16-часового возраста была исследована 171 хромосома от 7 исходных самцов, в потомстве которых возникли летальные мутации. Всего возникло 17 леталей. Из них — 3 изолированных летали и 4 «пучка». Средняя величина «пучка» — 3.5 летальных мутации. Теоретическая вероятность появления 3 неидентичных летальных мутаций в этой серии равна 0.0234.

Частота возникновения и величина «пучков» идентичных летальных мутаций, как видно из этих цифр, оказалась меньше в личинках 60—72-часового возраста, чем в остальных двух исследованных типах незрелых половых клеток.

При сравнении же частоты возникновения и величины «пучков» у личинок 4—16-часового возраста и в незрелых половых клетках имаго различия оказываются весьма незначительными и несущественными. Это дает основания думать, что в последних двух случаях облучались половые клетки, находившиеся на одинаковых или близких стадиях развития.

Таблица 8

Сравнительная частота возникновения «пучков» идентичных леталей и сравнительная величина «пучков» на различных стадиях спермиогенеза

Table 8

Comparative frequency of arising «reduplicated» lethals and comparative number of identical lethals in each «reduplicated»

Стадии / Stages	Количество исходных самцов, в потомстве которых возникли летали / Number of males which gave lethals in their offsprings	Количество хромосом, исследованное от этих самцов / Number of chromosomes derived from these males studied	Количество возникших леталей и средняя величина пучка: Общее количество леталей / General number of lethals	Количество изолированных леталей / Number of isolated lethals	Количество «пучков» / Number of «reduplicated» lethals	Средняя величина «пучков» / Mean number of identical lethals derived from one male	Вероятность одновременного возникновения двух неидентичных леталей от одного самца / Probability of arising of two isolated lethals in one male	Вероятность одновременного возникновения трех неидентичных леталей от одного самца / Probability of arising of three isolated lethals in one male
Взрослые личинки (60—72 часа после откладки яиц) . . . Adult larvae (age 60—72 hours since egg-laying)	22	481	26	19	3	2.33	0.064	0.0034
Незрелые половые клетки . . Immature germ cells	9	214	18	5	4	3.25	0.167	0.0142
Яйца (4—16 часов после откладки) . . . . Eggs (4—16 hours since egg-laying)	7	171	17	3	4	3.50	0.241	0.0234

г) Гистологическое исследование гонад и половых клеток на разных стадиях развития у *D. melanogaster*

Результаты проведенного нами эксперимента дают основания для заключения, что частота индуцированного мутационного процесса в незрелых половых клетках зависит от стадии развития половой клетки.

Однако генетическое исследование не дает возможности установить, для каких именно конкретных этапов развития половой клетки характерны полученные нами результаты. Чтобы уточнить наши представления о том, для каких конкретных этапов спермиогенеза характерны различия частот мутирования, полученные нами, следует сопоставить их с данными гистологического исследования развития гонад и спермиогенеза у *Drosophila*. Формированию половых клеток у *Diptera* посвящен ряд исследований. Еще в 80-х гг. Генкинг, опубликовавший несколько статей (1888, 1890, 1892) с описанием формирования половых клеток у насекомых на разных стадиях развития, описал развитие яйца у некоторых видов *Diptera*. Однако половой аппарат и внешний вид яйца *D. melanogaster* был описан значительно позже (Нонидец, 1920).

Вопрос о времени закладки гонады у эмбрионов *Drosophila* был поставлен Морганом и Бриджесом (1919) в связи с исследованием происхождения гинандроморфов. Эти авторы обнаружили, что при вскрытии гонад у гинадроморфов *D. melanogaster* обе гонады оказываются одного пола (либо семенники, либо яичники), несмотря на то, что соматические клетки у данной особи показывают смешение признаков самца и самки. Отсюда был сделан вывод, что обе гонады происходят из одной примордиальной половой клетки. В последующие годы появился ряд цитологических исследований ранних стадий развития яйца у *D. melanogaster*, разрешивших вопрос о времени закладки половых клеток (Гютнер, 1923, 1924; Чайльд и Хауэленд, 1933).

Как показали эти исследования, примордиальные клетки полового зачатка обособляются на заднем полюсе оплодотворенного яйца в очень ранней стадии его развития. В это время половые клетки представляют небольшую группу клеток, которую очень трудно отличить от соматических. В стадии 256 ядер они уже, в общем, отличаются от других клеток, хотя различия в этой стадии развития обычно еще недостаточно ясно выражены (Гютнер, 1923, 1924). Затем начинается стадия миграции половых клеток. Этот период может закончиться уже в стадии ранней бластодермы, но иногда затягивается до более поздней стадии развития бластодермы.

Как показал Гейжи (1931), стадия обособления примордиальных половых клеток приходится на 2—3-часовой возраст после оплодотворения яйца.

Страсбургер (1935) приводит схематический рисунок 4-часового яйца *D. melanogaster*, на котором видно скопление половых клеток у заднего полюса. По указаниям Гейжи (1931) и Гютнера (1924), в яйце через 2—3 часа после оплодотворения имеется 5—11 примордиальных половых клеток. Альтенбург (1934) считает, что через $2^1/_4$ часа после оплодотворения число примордиальных половых клеток достигает 20. В более поздней стадии развития это количество значительно больше. Формирование гонад происходит в гораздо более поздних стадиях эмбриогенеза. Даже в поздних стадиях развития оплодотворенного яйца, когда уже явственно видны все органы личинки, гонаду найти обычно не удается. У только что вылупившейся личинки гонада бывает очень мала, однако в этой стадии семенник уже несколько отличается от яичника по форме и величине (Керкис, 1931). По указаниям Гютнера (1930), семенники у *D. melanogaster* можно проследить, начиная от ранних личиночных стадий.

Спермиогенез в дифференцированном уже семеннике *Drosophila* изучен детально лишь в последние годы. Цитологи, исследовавшие спермиогенез у *D. melanogaster*, интересовались главным образом либо поведением половых хромосом, либо процессами редукционного деления и основное свое внимание уделяли мейотическим стадиям. Исследование всех стадий образования спермиев велось обычно либо в поздних случаях куколки, либо в семенниках только что

вылупившихся имаго. Начало этим исследованиям было положено работой Стивенс (1907, 1908), описавшей спермиогенез у ряда *Diptera* в связи с изучением поведения гетерохромосом. Эта исследовательница дала и описание некоторых стадий спермиогенеза у *D. melanogaster*, но детальной картины спермиогенеза у этой мухи Стивенс не смогла дать из-за неадэкватной методики и ряда выявившихся методических трудностей. Несколько позже (1914) появилась работа Метца, где даны прекрасные рисунки хромосомного комплекса *D. melanogaster*. Однако малая величина хромосом у *Drosophila* и трудность ориентации в мейотических явлениях у этого вида привели к тому, что большая часть исследований последующего десятилетия производилась на других объектах. Только почти через 20 лет после работы Стивенс Метц (1926), считавший неудовлетворительной ее методику, опубликовал исследование спермиогенеза у 5 видов *Drosophila*. Основные выводы этого автора относятся к *D. virilis*. В 1929 г. было опубликовано исследование Гюэно и Нэвилля и предварительное сообщение А. Зуйтина. Эти авторы, опровергшие выводы Джеффри и Хикса (1925) о том, что *D. melanogaster* является межвидовым гибридом, показали, что неправильности редукционного деления у *D. melanogaster* имеются лишь в первом делении, второе же деление протекает правильно.

В 1930 г. Гютнер опубликовал подробную работу по спермиогенезу у *D. melanogaster*. Как и предыдущие авторы, Гютнер интересовался главным образом мейотическими стадиями и объектом его исследования служили мазки семенников взрослой мухи. Однако Гютнер, единственный из всех перечисленных авторов, дает в введении к своей работе описание развития семенника в разных стадиях эмбрионального развития *D. melanogaster* (к сожалению, без рисунков).

По Гютнеру (1930), семенник очень молодых личинок имеет сферическую форму и наполнен усиленно делящимися сперматогониями. В более поздней стадии семенник принимает овальную форму, и в нем появляются сперматоциты. Во второй половине личиночного периода (у крупных личинок) уже имеются налицо все стадии роста сперматоцитов. Стадий созревания в это время еще нет. В конце куколочного периода начинают появляться почти готовые сперматозоиды. У взрослых мух семенник набит сперматозоидами и лишь в небольшом участке семенника имеются сперматогонии.

Описывая стадии развития семенника у *D. melanogaster*, Гютнер не указывает возраста личинок в часах со дня откладки яйца, а также не указывает условий содержания исследованных им мух. Поэтому данные Гютнера не могли быть использованы нами для точного определения стадий развития половых клеток облученных нами особей. Не могло быть использовано для выяснения интересующего нас вопроса также и исследование Гюэно и Нэвилля (1932).

Поэтому, чтобы выяснить, какие именно стадии спермиогенеза облучались у особей, над которыми был проведен генетический эксперимент, нам пришлось гистологически исследовать характер спермиогенеза в разных стадиях эмбрионального развития *D. melanogaster* и фиксировать возраст исследуемых объектов в часах с момента откладки яйца.

Исследование производилось следующим образом.

Яйца *D. melanogaster* мы откладывали в чашки Петри на стандартный корм. Через 12 часов после посадки родителей удаляли, а еще через 4 часа производили облучение Х-лучами материала этой серии. Часть яиц этого возраста гистологически исследовали до облучения.

Яйца *D. melanogaster* в возрасте 4—16 часов с момента откладки и взрослые куколки в возрасте 60—72 часов фиксировались в растворе Сан-Феличе. Для лучшего проникновения фиксатора яйца освобождали от хориона, прокалывали, а у личинок отрезали передний конец тела. Препараты были нарезаны пластинками по 4 μ и окрашены железным гематоксилином по Гайденгайну. Кроме окраски по Гайденгайну, применялась также окраска по Фейльгену. При заключении препаратов в парафин каждую личинку ориентировали фронтально и наносили на отдельное предметное стекло.

При просмотре срезов яиц 4—16-часового возраста гонады обнаружить не удалось. Такой результат мог быть объяснен либо тем, что гонады в этом возрасте еще нет, либо тем, что для обнаружения ее в этом возрасте следует применить другую, более тонкую методику приготовления препаратов. Страсбургер (1935), приводящий ряд схематических рисунков развития яйца, указывает, что только перед самым вылуплением личинки из яйца можно иногда обнаружить недифференцированную гонаду (по Гютнеру, в это время гонада еще не видна).

Керкис (1931) указывает, что у только что вылупившейся личинки уже можно различить пол гонады. Но установление пола производилось этим автором не путем гистологического исследования половых клеток, а путем измерения величины и формы гонад, так как в этой стадии эмбриогенеза семенник уже отличается от личинки по величине и форме. Керкис указывает, что вылупление личинок обычно начиналось через 20 часов после откладки яйца. В наших условиях вылупление личинок обычно начиналось несколько позже (не раньше, чем через 24 часа после откладки яиц), а основная масса личинок вылуплялась через 30—32 часа после откладки яиц.

Так как полученные нами генетические данные относятся к невылупившимся еще из яйца личинкам значительно более раннего возраста (4—16 часов), то мы считаем, что при облучении этих личинок воздействию X-лучами подвергались недифференцированные еще половые клетки.

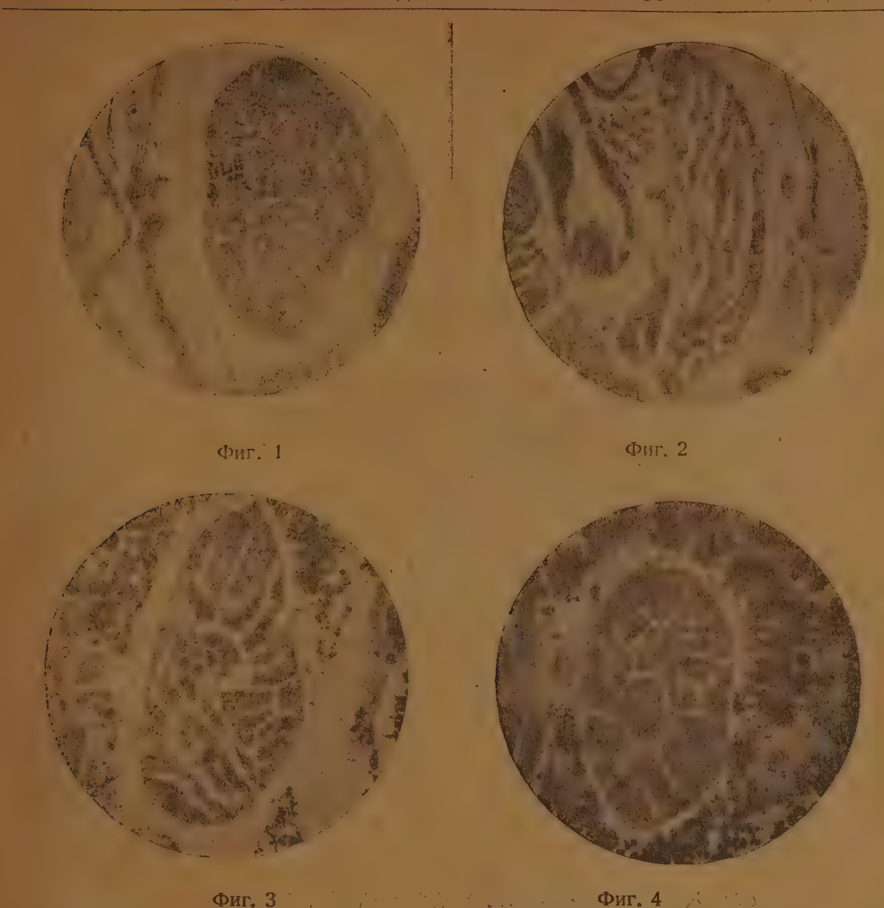
Исследование молодых личинок (30—42 часа после откладки яйца) показало наличие дифференцированных гонад. Семенник таких личинок еще мал, но уже имеет несколько удлиненную форму и наполнен делящимися сперматогониями.

Исследование личинок в возрасте 60—72 часов показало (фиг. 1), что семенник резко отличается по величине и форме от яичника, имеет удлиненную форму, а на разрезе семенника под большим увеличением ясно видны две зоны клеток: зона сперматогоний, незначительная по своим размерам, и зона сперматоцитов первого порядка (стадия роста), занимающих почти весь семенник. Все сперматоциты, наполняющие семенник мухи этого возраста, находятся в стадии роста. Ни сперматоцитов второго порядка, ни сперматид в семеннике личинки 60—72-часового возраста нами обнаружено не было.

Мы исследовали также препараты семенников молодых куколок (5—6 дней после откладки), старых куколок (перед вылуплением) и семенники взрослых мух на 2-й день после вылупления. Полученные препараты показывают, что у молодых куколок, наряду со всеми стадиями развития сперматоцитов, имеются уже и колонии сперматид и видно начало образования спермиев (табл., фиг. 2 и 3), а у старых куколок незадолго до вылупления видны в значительном количестве почти зрелые сперматозоиды. Просмотр препаратов семенников мух однодневного возраста показывает, что семенник почти весь наполнен зрелыми сперматозоидами (фиг. 4). В семенниках таких мух видна небольшая зона недифференцированных половых клеток, являющихся источником дальнейшего спермиогенеза, и можно обнаружить, хотя и в небольшом количестве, все типы половых клеток, соответствующие различным стадиям спермиогенеза.

Описанная выше гистологическая картина, в общем, подтверждает данные Гютнера (1930) и Страсбургера (1935) о ходе спермиогенеза у *D. melanogaster* и показывает, что в нашем опыте мы при облучении яиц 4—16-часового возраста облучали недифференцированные еще половые клетки, а при облучении взрослых личинок (60—72 часа с момента откладки яйца) сперматоциты первого порядка (стадии роста).

При облучении же взрослых самцов действию рентгена подвергались как сперматозоиды, так и различные типы незрелых половых клеток, имеющихся в это время в семеннике самца, в том числе и недифференцированные половые клетки, находящиеся в самых ранних стади х развития. Гистологическое исследование, таким образом, дает возможность закл чить, что разница в частоте мутирования яиц и личинок есть результат различной реакции на облучение X-лучами примордиальных половых клеток (или ранних сперматогоний) и поздних сперматогоний или сперматоцитов первого порядка, а отсутствие разницы



Фиг. 1

Фиг. 2

Фиг. 3

Фиг. 4

Фиг. 1. Семенник личинки *D. melanogaster* через 60—72 часа после откладки яйца. Окраска железным гематоксилином по Гайденгайну. × 500. В верхней части микрофотограммы видна небольшая зона маленьких клеток-сперматогоний. Основная масса клеток семенника — сперматоциты первого порядка. Ни сперматоцитов второго порядка, ни сперматид в этой стадии развития семенника еще нет

Фиг. 2. Семенник imago *D. melanogaster* на 2-й день после вылупления. × 400. Окраска железным гематоксилином по Гайденгайну. Семенник имеет удлиненную форму и наполнен спермиями. Видны в небольшом количестве и различные типы незрелых половых клеток

Фиг. 3 и 4. Семенник куколки *D. melanogaster* через 6—6$^1/_2$ суток (фиг. 3) и 7—7$^1/_2$ суток (фиг. 4) после откладки яйца. Окраска железным гематоксилином по Гайденгайну. × 400. Основная масса клеток — сперматоциты первого и второго порядка, но уже есть сперматиды и началось образование спермиев

между частотой мутирования яиц и незрелых зачатковых клеток имаго есть результат того, что облученные незрелые зародышевые клетки имаго находились во время облучения в самых ранних стадиях спермиогенеза (фиг. 1—4).

Повидимому, используя для скрещивания сперму на 20—26-й день после облучения, мы исследовали частоту мутирования именно этих, самых ранних стадий спермиогенеза.

Обсуждение

Работы Гарриса и Гансона и Гейс показали, что темпы индуцированного мутационного процесса у *D. melanogaster* значительно выше в спермиях, чем в незрелых половых клетках.

Последующие работы Гансона и Винкельмана, Шапиро, Нейгауза, Мура, Косикова и других авторов показали, что эти закономерности имеют место в отношении всех известных типов мутационных изменений.

Для объяснения этого явления были первоначально выдвинуты две гипотезы (Меллер, см. у Гарриса, 1929).

1. Частота индуцированных мутаций одинакова во всех стадиях спермиогенеза, но мутация, возникшая в незрелых половых клетках, приводит зачастую к гибели клетки. Поэтому большая часть мутаций, возникающих на разных стадиях развития половой клетки, не может быть выявлена. Таким образом, наблюдаемая при рентгенизации незрелых половых клеток меньшая частота мутаций не есть результат различной чувствительности наследственного вещества половой клетки к Х-лучам в разных стадиях ее развития, а является результатом имеющего место в половых клетках зачаткового отбора.

2. Различия в темпах мутационного процесса, обнаруживаемые при рентгенизации зрелых и незрелых половых клеток, правильно отображают происходящие в половых клетках процессы. Различия в частотах мутирования зрелых и незрелых половых клеток под воздействием Х-лучей действительно имеют место. Эти различия связаны с различной чувствительностью наследственного вещества зрелых и незрелых половых клеток по отношению к Х-лучам.

Первая гипотеза, как мы уже указали во введении, применима только для объяснения различных частот мутирования половых хромосом в зрелых и незрелых половых клетках. Эта гипотеза не может служить для объяснения различных частот мутирования аутосом, так как в аутосомах возникшая в незрелой половой клетке рецессивная леталь не сможет проявить своего действия в виде присутствия нормальной аллели в гомологической хромосоме.

Между тем работы Шапиро и Нейгауза, Серебровской и Шапиро и др. показали, что частота мутационного процесса в зрелых и незрелых половых клетках различна также и в аутосомах.

Нам представляется, что, на основании данных этих работ, можно полагать, что возраст зачатковой клетки влияет на частоту возникновения мутаций под воздействием Х-лучей или других внешних агентов. Однако не все генетики считают этот вопрос окончательно выясненным*.

Изложенные нами в настоящей работе результаты генетического эксперимента показывают: 1) что частота возникновения летальных и полулетальных мутаций во 2-й хромосоме под влиянием облучения резко уменьшена во всех исследованных типах незрелых половых клеток, по сравнению с частотой возникновения леталей и полулеталей при облучении зрелых спермиев, и 2) что частота индуцированных мутаций в различных типах незрелых половых клеток различна и зависит от стадии развития клетки. В более поздних стадиях развития половой клетки темп мутационного процесса выше, чем в более ранних стадиях развития**. Этот вывод подтверждается также результатами гистологического исследования различных типов облученных незрелых половых клеток. Гистологическое исследование показывает, что, облучая яйца через 4—16 часов после откладки, мы облучаем недифференцированные половые клетки; облучая взрослых личинок 60—72-часового возраста, мы облучаем половые клетки, которые находятся в стадии поздних сперматогоний и сперматоцитов 1-го порядка.

Реальная разница между частотами мутирования этих двух типов незрелых половых клеток (повышение частот мутирования у личинок 60—72-часового возраста по сравнению с частотой мутирования яиц 4—16-часового возраста), повидимому, связана именно со стадиями развития, в которых находились половые клетки во время облучения.

Обнаруженный нами факт, что сперма имаго, израсходованная на 20—26-й день после облучения, дает процент леталей и полулеталей, близкий к проценту возникновения таковых в облученных оплодотворенных яйцах 4—16-часового возраста, позволяет думать, что оба эти типа незрелых половых клеток находятся в близких стадиях развития и что, повидимому, незрелые половые клетки облученных имаго находились во время облучения в стадии недифференцированных половых клеток или в стадии ранних сперматогоний. Таким образом, полученные нами данные не только подтверждают результаты опубликованных ранее исследований о различной частоте обнаружения летальных мутаций в зрелых и незрелых половых клетках, но и указывают на различия в частоте мутационного процесса в различных типах незрелых половых клеток.

---

* См. «Введение и литературный обзор».

** Делая этот общий вывод на основании изучения темпов мутабильности исследованных нами стадий развития семенников *D. melanogaster*, мы оставляем в стороне вопрос о различиях в темпах мутирования различных типов половых клеток внутри исследованных стадий. Вполне возможно также, что темпы мутационного процесса повышаются не на всем протяжении развития половой клетки и что имеется какая-либо стадия или стадии, на которых кривая темпа мутаций дает резкий скачок вверх или вниз. Решение этих вопросов должно быть предметом особых, более дробных, исследований.

Исследование частоты индуцированных мутаций у облученных личинок разных возрастов было произведено до нас лишь одним автором (Мур, 1934). Последний получил некоторые различия в частоте возникновения леталей в половой хромосоме при облучении личинок 36-часового возраста и 72-часового возраста. Однако различия эти не достигали достоверности, превышая свою ошибку лишь в два раза. Повидимому, здесь играло роль то, что возрасты облученных Муром личинок были значительно ближе друг к другу, чем возрасты, облученные в нашей работе. Поэтому и интенсивность различий оказалась в работе Мура меньше, чем у нас.

Однако Мур не сделал правильных выводов из полученных им результатов. Так как работа у Мура велась с половой хромосомой, то различия между частотами мутирования зрелых и незрелых половых клеток были отнесены за счет зачаткового отбора и высокого процента стерильности облученных личинок. Мур показал, что процент стерильности у облученных 36-часовых личинок достигает 55%, у облученных 72-часовых личинок он равен 52%, а у необлученных он равен всего 2.7%. Отсюда был сделан вывод, что частота мутирования под влиянием облучения одинакова на всех стадиях спермиогенеза, но обнаружение большей части леталей, возникших в незрелых половых клетках, невозможно, ввиду стерильности мутантных особей. При этом Мур не обратил внимания на тот факт, что половые клетки 72-часовых личинок мутируют значительно чаще, чем половые клетки 36-часовых личинок, в то время как процент стерильности под влиянием облучения почти одинаков в обоих этих типах половых клеток.

Таким образом, исследование Мура, несмотря на сходную с нами методику, не только не дало ответа, но и не поставило вопроса о том, различна ли реакция незрелых половых клеток по отношению к воздействию X-лучей в разных стадиях спермиогенеза.

Нам представляется, что как изложенные выше литературные данные, так и экспериментальные результаты, полученные в настоящей работе, дают право отвергнуть гипотезу одинаковой мутабильности различных стадий спермиогенеза, высказанную в разных формах Гаррисом, Тимофеевым-Рессовским, Муром и др., и искать объяснения полученных различий в изменениях физиологического и физико-химического состояния зачатковой клетки.

Для того чтобы считать окончательно установленным, что факт обнаружения большего числа мутаций в сперматозоидах, чем в незрелых половых клетках, отображает действительные закономерности частот мутирования этих клеток, следует однако рассмотреть еще одно предположение.

Ряд авторов (Меллер и Альтенбург, 1930; Шапиро и Нейгауз, 1933; Гансон, 1935; Меллер, Прокофьева и Раффель, 1935) считали неисключенной возможность того, что уменьшение частоты появления мутаций в незрелых половых клетках по сравнению с сперматозоидами идет исключительно за счет резкого снижения одного определенного типа мутаций (хромосомных аберраций). Если это предположение верно, то такое явление может быть связано вовсе не с различной чувствительностью наследственного вещества к X-лучам в разных стадиях спермиогенеза, но с тем, что хромосомная аберрация нарушает ход последующих делений клетки и приводит к гибели всех или почти всех дочерних клеток в процессе последующих многочисленных делений, имеющих место во время спермиогенеза. Некоторые данные, проливающие свет на этот вопрос, по крайней мере в отношении обнаруживаемых методом Пэйнтера (1934) хромосомных аберраций, дает работа Н. И. Шапиро (1937). Сопоставляя данные, полученные рядом авторов (Меллер, Прокофьева, Раффель, 1935; Сахаров, 1935; Дубинин и Волотов, 1936; Алиханян, 1937), Шапиро указывает, что только около 50—75% всех исследованных этими авторами мутаций оказалось связанными с обнаруженными методами Пэйнтера хромосомными аберрациями. Отсюда он делает вывод, что если уменьшение частоты обнаруживаемых в незрелых половых клетках мутаций идет только за счет хромосомных аберраций, то соотношение частот мутационного процесса в зрелых и незрелых клетках должно было бы колебаться примерно от 2 : 1 до 4 : 1. В действительности, в работе этого автора, исследовавшего достаточно большое количество хромосом, частота обнаружения видимых, прямых и обратных мутаций, не связанных с обнаруживаемыми методом Пэйнтера хромосомными аберрациями оказалась в очень ранних стадиях спермиогенеза практически равной нулю.

Это интерпретируется им как показатель того, что снижение частоты мутирования в незрелых половых клетках обнаруживают не только мутации, связанные с хромосомными аберрациями, но и те мутации, которые не связаны с обнаруживаемыми методом Пэйнтера хромосомными перестройками.

Присоединяясь к выводам цитированного автора, мы считаем, что эти данные дают также основание думать, что уменьшение частот мутирования в незрелых половых клетках не является результатом элиминаций, связанных с хромосомными перестройками в процессе спермиогенеза, а отображает подлинные различия частот мутирования в зрелых и незрелых половых клетках.

В заключение настоящей работы мы хотели бы еще обсудить две гипотезы, исходящие из факта различной мутабильности зрелых и незрелых половых клеток и пытающихся объяснить этот факт:

1) гипотезу различной «компактности» ядра и

2) гипотезу различной чувствительности ядра зрелых и незрелых половых клеток к облучению.

Еще в 1930 г. Меллером была выдвинута гипотеза, объясняющая различия частот мутирования зрелых и незрелых половых клеток изменениями пространственных соотношений хромосом. Меллер высказал предположение, что большая компактность ядра в зрелых половых клетках и более тесное пространственное расположение хромосом приводят к учащению возникновения перестроек наследственного вещества (хромосомных аберраций). В незрелых же половых клетках, где ядро рыхлое и хромосомы отделены одна от другой слоем ядерной плазмы, хромосомные аберрации, по мнению Меллера, происходят значительно реже и общая частота мутаций снижается.

Известные данные для проверки гипотезы «компактности» дает, как нам кажется, настоящая работа. Если единственной причиной повышения темпов мутирования является увеличение компактности ядра, то полученные в нашей работе различия в темпах мутабильности различных типов незрелых половых клеток могут быть объяснены только в том случае, если соотношение массы ядерной плазмы и массы хромосом (а следовательно, и расстояние хромосом друг от друга) различно в разных стадиях спермиогенеза.

Данные о соотношениях массы ядерной плазмы и массы хромосом имеются в ряде работ. Уже довольно давно показано, что объем ядра возрастает пропорционально числу и массе хромосом (Гэтс, 1909; Маршаль, 1909; Ветштейн, 1929; Навашин, 1931; Гертвиг, 1931, и др.).

Ответ на вопрос о том, сохраняются ли эти соотношения объема ядра и массы хромосом на разных этапах развития половых клеток, дают работы Якоби (1926), Колесова (1932), Гертвига (1931) и Вермеля.

Якоби (1926), изучавший спермиогенез у морской свинки, показал, что соотношение ядер сперматогонии : сперматоцита 1-го порядка : сперматоцита 2-го порядка : сперматиды = $2n : 4n : 2n : n$. Числа хромосом в этих типах половых клеток дают соотношения, близкие к 1 : 2 : 1 : 0.5, т. е. объем ядер соответствует числу хромосом. Гертвиг (1931), использовавший данные Артом (1913) и соответственно их обработавший, показал, что увеличение объемов ядра связано не с увеличением числа хромосом, а с увеличением их массы и что объем ядра на разных этапах спермиогенеза пропорционален массе хромосом. Этот же автор (1931), исследовавший соотношения объема сперматогоний сперматоцитов и сперматид у белой мыши, показал, что изменения соотношений ядерных объемов этих стадий развития половых клеток прямо пропорциональны изменению соотношений массы хромосом.

Колесов получил сходные данные при исследовании 10 видов моллюсков рода *Planorbis*, а Вермель (1934) — у шелковичного червя.

Эти экспериментальные данные, хотя и полученные на других объектах и поэтому не могущие дать окончательного решения вопроса, дают однако основание думать, что в сперматоците первого порядка (т. е. в нашем опыте — в половых клетках взрослых личинок) соотношение хромосомной массы и массы ядерной плазмы остается таким же, как в других типах облученных нами половых клеток. Повышение темпов мутирования у взрослых личинок по сравнению с частотами мутирования других типов облученных незрелых половых клеток, полученное в нашем эксперименте, таким образом трудно объяснимо, если исходить из рассматриваемой нами гипотезы Меллера. Повидимому, эта гипотеза Меллера учитывает лишь одну сторону явления (затруднение или облегчение обмена генами или группами генов, связанное с различными пространственными отношениями хромосом в ядре), оставляя в стороне вопрос о возможном влиянии на частоту мутирования изменений физиологического и физико-химического состояния половой клетки и ядерной плазмы. Считая вполне законными поиски причин изменения частоты мутирования (для хромосомных перестроек) в измененных условиях сближения и слипания хромосом, т. е. в закономерностях хромосомного аппарата, мы полагаем однако, что эти условия зависят не только от пространственного расположения хромосом в ядре, но и от физиологического состояния половой клетки и от физико-химических особенностей ядра, от которых зависит и само пространственное расположение хромосом. Что же касается доказанного в настоящее время уменьшения на ранних стадиях спермиогенеза частоты мутаций, не связанных с хромосомными перестройками, обнаруженными современными генетическими и цитологическими методами, то гипотеза компактности плазмы не дает объяснения для этого явления. Если считать, что хотя бы часть подобных мутаций является физико-химическими изменениями самого

гена, а не только продуктом механического перемещения генного материала или нарушения межгенных связей, то трудно себе представить, чтобы частота появления подобных изменений зависела только от изменения пространственных отношений в ядре и не была связана с изменениями физико-химического состояния половых клеток. Поэтому мы думаем, что если различная компактность ядерной плазмы играет известную роль в повышении темпов мутирования зрелых клеток по сравнению с незрелыми (что весьма вероятно), то для данных, полученных нами при исследовании различных типов незрелых половых клеток, нужно искать и другие объяснения.

Таковы соображения, которые заставляют нас склониться к той точке зрения, что обнаруженные многочисленными авторами изменения частот мутационного процесса в зрелых половых клетках по сравнению с незрелыми и обнаруженное нами изменение темпов мутационного процесса на разных стадиях созревания половой клетки есть не только, или, пожалуй, даже не столько, продукт механического изменения пространственных отношений в ядре, сколько продукт изменения чувствительности наследственного вещества половой клетки к Х-лучам, наступающего в результате изменения физиологического состояния, и, возможно, биохимического состава половой клетки на разных стадиях спермиогенеза.

Отсюда вывод, что дальнейшие успехи в познании глубоких биологических причин исследуемого явления могут быть сделаны на пути конкретизации понятия «чувствительность наследственного вещества» и «физико-химическое состояние половой клетки», т. е. на пути углубленного изучения изменений физико-химии половой клетки.

Понятие «чувствительность наследственного вещества» оставалось до сих пор в значительной мере абстрактным, и вопрос о том, что понимать под этим термином, до сих пор не ясен. Это положение связано с тем, что наши знания физико-химии и биохимии половой клетки находятся еще в настоящее время в зачаточном состоянии, и мы до сих пор можем лишь грубо суммарно говорить о физиологических и физико-химических процессах, имеющих место в половой клетке во время спермиогенеза.

Поэтому в настоящих условиях те или иные представления о биологической природе установленных нами различий в темпах мутационного процесса в разных стадиях развития половой клетки не могут выйти за рамки в значительной мере спекулятивных предположений.

В основном возможны два предположения для объяснения полученных нами результатов:

1) изменение физико-химического состояния окружающей ген среды приводит к изменению способности гена мутировать и к изменению характера реакции гена на облучение;

2) различие темпов мутирования на разных стадиях спермиогенеза может являться результатом изменения физико-химического состояния самого гена (как части клетки) на разных этапах развития половой клетки.

Первая гипотеза рассматривает изменение способности гена мутировать как результат реакции гена на изменения окружающей плазмы. При этом ген сам («катализатор») может оставаться химически неизменным.

Вторая гипотеза исходит из того, что ген, являющийся частью клетки, меняется химически на различных этапах ее развития.

В связи с обсуждением этих предположений мы хотели бы рассмотреть некоторые теоретические представления о физико-химической природе мутационного процесса и мутационного эффекта Х-лучей, выработанные современной генетикой.

Отдавая себе отчет в том, что многие из дальнейших наших высказываний не вытекают непосредственно из изложенного в работе эксперимента, мы считаем все же целесообразным остановиться на этих вопросах как имеющих большое значение для дальнейшей разработки обсуждаемой нами проблемы.

Современная генетика рассматривает ген как химическую структуру, в которой происходит мутационный процесс. Мутация же рассматривается либо как результат разрушения или перемещения наследственного вещества, либо как результат изменения положения гена в системе и изменения генных связей, либо, наконец, как физико-химическое изменение гена.

О химической природе гена был высказан ряд гипотез (Ринч, 1930, 1936; Кольцов, 1930, 1936; Демерец, 1933). Некоторые из этих авторов (Кольцов) пытались построить сложную химическую модель хромосомы, исходя из представлений, что хромосома есть единая гигантская молекула, гены же представляют собой радикалы этой молекулы. Другие (Демерец) считают хромосому сложным скоплением молекул, а ген — скоплением атомов, молекулой или скоплением нескольких простых молекул.

Попытка применить квантовую теорию для объяснения мутагенного действия Х-лучей привела к формулированию двух гипотез. Первая — гипотеза прямого действия Х-лучей — считает мутации непосредственным продуктом физического действия ионов, выбивающих электроны из ядра клетки; другая гипотеза рассматривает мутацию как химическую реакцию, возникающую под влиянием ионизации. В последнее время все более значительная часть генетиков начинает склоняться ко второй точке зрения, считая, что ионизирующее действие Х-лучей, выбивая электроны из ядра клеток, вызывает ряд последующих химических реакций, конечным выражением которых является мутация (см., например, сводку Тимофеева-Рессовского, 1937).

С общебиологической точки зрения представление о мутации как о химической реакции вполне вероятно. Имеется ряд указаний на то, что под влиянием поглощения лучистой энергии протеиновые молекулы могут «активизироваться» и что это состояние благоприятствует таким химическим реакциям, как окисление и восстановление, и ведет к изомерическим изменениям и полимеризации молекул (Троланд, 1915, 1917; Александер, 1922; Бриджес и Александер, 1928; Холден, 1930; Кларк, 1936, и др.).

Повидимому, можно предполагать, что мутация, по крайней мере в некоторой части случаев (так называемые «точковые мутации»), является цепью сложных химических реакций, связанных с сложнейшими витальными процессами, имеющими место в живой клетке во время ее развития. В широком же смысле слова могут рассматриваться как очень сложные химические реакции даже такие изменения, как транслокации, инверсии и другие типы хромосомных перестроек.

Перемещение участка хромосомы, повидимому, приводит как к изменению физико-химических свойств самого переместившегося материала, так и к установлению новых физических и химических связей с той системой, куда переместился генный материал.

Если эти представления правильны и изменение темпов мутационного процесса на разных стадиях развития половой клетки связано с глубокими витальными процессами, происходящими в живой клетке, то выяснение биологических причин изменений темпов мутационного процесса невозможно при помощи одних лишь генетических методов. Проблема глубокого изучения изменений физико-химического состояния половой клетки, ее метаболизма, химизма, электрических свойств и сопоставление этих данных с данными, добытыми методами генетики, повидимому, могут быть разрешены только на основе комплексной работы генетиков-физиологов, физико-химиков и биохимиков.

Некоторое значение для решения этой проблемы может иметь выдвинутая Троландом (1914, 1917) для объяснения явлений наследственности и изменчивости теория катализа. Уже свыше 20 лет назад этот автор опубликовал работу, в которой приходил к выводу, что «концепция ферментативного действия, или специфического катализа, заключает в себе опре-

деленное общее решение всех основных биологических загадок: тайны происхождения живой материи, источника изменчивости, механизма наследственности и онтогенеза и общей органической регуляции».

«Я полагаю, — писал Троланд (1917), — что в концепции катализа мы можем найти единственный синтетический ответ на многие широкие, ведущие проблемы теоретической биологии. Более того, это — ответ, который связывает эти крупные биологические явления непосредственно с молекулярной физикой и осуществляет единство не только биологии, но и всей системы физических наук, вводя предположение, что то, что мы называем жизнью, есть в основном продукт каталитических законов, действующих в коллоидных системах в течение долгих геологических эпох».

Приводя эти места из статьи Троланда, Бриджес и Александер (1928) указывают, что без знания коллоидного поведения живого вещества биологи не могут работать в своей области и что отсутствие последовательного применения физико-химических идей и данных коллоидной химии к проблемам наследственности является недостатком современной генетики.

Было бы, конечно, неверно сводить всю сложность жизненных процессов, имеющих место в живой клетке, только к ферментативной деятельности — катализу. Тем не менее мысли, высказанные Троландом свыше 20 лет назад, отнюдь не потеряли своего значения и в настоящее время. Энзимная теория гена действительно может проложить мост между генетикой, механикой развития, физиологией и физико-химической биологией.

В настоящее время можно считать установленным, что явления аутокатализа и гетерокатализа, с которыми, повидимому, тесно связаны явления наследственности и наследственной изменчивости в живой клетке, зависят от коллоидного состояния плазмы и тесно связаны с протеинами ядра клетки. От поведения протеинов в коллоидном растворе зависит и ферментативная деятельность в клетке, частным случаем которой является аутокатализ (Холден. 1930) *.

Изучение поведения протеинов в коллоидном растворе показывает, что устойчивость растворов протеинов, гидратации и ряд других их физико-химических и биологических свойств связан с размерами частиц, вязкостью плазмы и электрическими зарядами, возникающими на поверхности соприкосновения частиц протеина с внешней средой. Если до недавнего времени считали, например, что электро-кинетический потенциал есть функция строения поверхностной мембраны и отнюдь не связан с глубокими витальными процессами, то ряд исследований последних лет указывает на более глубокую связь электро-кинетического потенциала с витальными процессами, имеющими место в живой клетке. Так, например, установленный на отдельных объектах факт различия потенциалов оплодотворенного и неоплодотворенного яйца говорит о том, что изучение электрических свойств клетки может оказаться полезным не только для познания физиологической функции клетки и клеточной мембраны, но и для того, чтобы продвинуться вперед в познании физико-химических процессов, имеющих место в клеточном ядре.

В связи с этим следует снова остановиться на цитированной уже выше работе Бриджеса и Александера (1928).

Пытаясь объяснить закономерности возникновения наследственных изменений в свете современных физико-химических воззрений и теории катализа, эти авторы указывают на связь генных изменений с изменением поверхностных зарядов молекул, ведущих к переориентации молекул. С этой же точки зрения объясняют они и факты деления хромосом, их схождения и расхождения, слипания, обмена генами и группами генов и т. д.

Все сказанное выше дает основание думать, что физико-химические изменения половой клетки тесно связаны с глубокими жизненными процессами и не могут оставаться безразличными для хода мутационного процесса.

Это делает вполне вероятным и представление о том, что ключ к разгадке причин различной реакции зрелых и незрелых половых клеток на облучение

* Много интересных мыслей по этим вопросам можно найти в работах Гольдшмидта (1927 и др.), Холдена (1930, 1933, и др.) и Нидгема (1936). Не имея возможности остановиться на этом подробнее, так как такое обсуждение выходит далеко за рамки настоящей работы, автор намерен посвятить этому вопросу отдельную статью.

Х-лучами следует искать в физико-химии и биохимии половой клетки и клеточного ядра на различных этапах развития половой клетки.

Для решения вопроса о том, зависит ли изменение способности гена мутировать на разных стадиях развития половой клетки только от изменения физико-химического состояния и свойств самого гена, и о том, каковы конкретные пути этих изменений, нет пока достаточных данных.

Однако нет никаких данных, которые давали бы право отрицать возможность физико-химических изменений гена в процессе развития клетки. Говоря о константности гена, большинство генетиков представляет себе ген как данный с самого начала развития половой клетки и остающийся абсолютно неизменным (если не возникает мутация) до смерти организма. Между тем если ген является единицей жизни, то трудно себе представить, чтобы он не подвергался процессам, характерным для всего живого, т. е. ассимилятивно-диссимилятивным процессам вместе со всей развивающейся клеткой *.

Представление о гене как о катализаторе предполагает способность гена как к аутокатализу, так и к гетерокатализу. Каталитическая деятельность гена вовсе не обязательно должна приводить к абсолютному воспроизведению самого себя.

Хотя адсорбция реагирующих веществ на поверхность коллоидных частиц стремится быть тем более специфичной, чем сложнее структура единиц, составляющих поверхность, вовсе не обязательно предполагать, что каталитический эффект должен быть основан на прямом сходстве структур двух систем, а не на их структурном соответствии. Вполне допустимо предположение, что хотя основными жизненными свойствами хроматиновых частиц является аутокатализ, но большинство их находится в специфических гетерокаталитических соотношениях с реакциями, происходящими в живом веществе (Бриджес и Александер, 1928).

Если эти предположения верны, то изменения метаболизма и коллоидного состояния клетки на разных этапах ее развития (как изменения от деления к делению, так и изменения на разных стадиях спермиогенеза) могут обусловить и специфичность гетерокаталитических процессов на разных стадиях развития клетки.

Иными словами, если ген реагирует на те или иные воздействия среды, изменяя свое физико-химическое состояние, и если ген является частью клетки, то изменение физико-химического состояния клетки в разных стадиях ее развития может как-то отразиться не только на способности гена мутировать, но, возможно, и на характере мутаций в разных стадиях развития.

Некоторые экспериментальные данные подтверждают это. Так, Демерек указывает, что для *Delphinium ajacis* известны два неустойчивых гена, влияющих на окраску цветов: неустойчивый «розовый» и неустойчивый «лиловый», причем доказано, что неустойчивый «розовый» неустойчив (т. е. часто мутирует) во всех стадиях развития цветка, а неустойчивый «лиловый» ген изменяется с большей частотой в начале и в конце онтогенеза, но он постоянен или изменяется с малой частотой в других стадиях онтогенеза.

У *D. virilis* имеются гены, мутирующие только в соматических клетках, в то время как другие гены мутируют и в соматических и в герминативных клетках. В другой работе (1937) Демерек указывает, что им обнаружено в исследованной им дикой линии *D. melanogaster* наличие гена (или генов) во второй хромосоме, повышающих темп мутирования половой хромосомы, причем действие свое эти гены проявляют только на ранних стадиях развития половой клетки.

* Следует учесть, что, как указывают Гейльбрун и Мазия (1936) и ряд других авторов, мы при изучении физико-химических процессов в клетке рассматриваем вообще лишь конечные реакции, а не первичные физико-химические процессы, лежащие в основе всех этих реакций, и что при современном положении техники добыть сведения об этих первичных процессах весьма трудно.

Наличие этой хромосомы резко повышает на ранних стадиях спермиогенеза не только частоту летальных мутаций, но и частоту видимых мутаций. При этом из 26 мутаций, обнаруженных при просмотре 10 000 гамет, возникло 26 видимых мутаций, причем ген yellow возник 20 раз, а другие 6 генов возникли по одному разу.

Эти факты дают основание предполагать, что мутационный процесс на разных стадиях развития половой клетки может различаться не только количественно, но и качественно.

Возможно, что одни трансгенации возникают с одинаковой частотой на разных стадиях спермиогенеза, другие же — на каких-либо из стадий спермиогенеза вовсе не возникают или возникают преимущественно в одной какой-нибудь стадии. Последний вывод открывает интересные перспективы для дальнейших исследований. Если эти предположения правильны, то они могут указать новые пути для разрешения проблемы избирательного получения мутаций.

Если правильны представления о гене как о молекуле или даже скоплении молекул, т. е. как о сложной химической структуре, то такая возможность изменений может оказаться гораздо шире, чем мы предполагаем в настоящее время, исходя из изучения «больших» рентгеновских мутаций.

Изложенные выше соображения, говорящие о том, что изменения гена есть химический процесс и что ген реагирует физико-химическими изменениями на изменения окружающей его физико-химической среды на разных стадиях спермиогенеза, дают возможность устранить противоречащие учению о развитии представления о том, что ген якобы остается химически «неизменным», «константным» в течение всего периода развития половой клетки. Эти предположения однако вовсе не противоречат представлениям об устойчивости гена, без которой не было бы возможно само явление наследственности. Вполне допустимым и укладывающимся в рамки научных фактов представляется нам предположение, что в ядерной системе происходят в течение всего развития клетки какие-то сложные физико-химические процессы, общее направление которых определяется видовой специфичностью данной клетки и историей ее развития. История развития двух родительских клеток определяет однако лишь тот биохимический (генетический) состав, которым обладает только что оплодотворенное яйцо. Можно предполагать, что ген («катализатор», «энзим») проходит в течение развития половой клетки ряд этапов, тесно связанных с протекающими в клетке процессами обмена, что в процессе развития клетки он многократно претерпевает ряд физико-химических изменений и, только пройдя эти этапы, становится способным воздействовать на эмбриогенез организма.

Допустимо, например, предположение, что в клетке, прошедшей ряд этапов своего развития, ген, скажем, «красноглазия», химически не таков, каким он был в клетке, только что начавшей развиваться, и что, только претерпев ряд изменений в течение развития клетки, ген «красноглазия» становится к концу этого развития способным так воздействовать на эмбриогенез организма, что в имаго получается красная окраска глаза. Вполне вероятно также, что ген в начале профазы и ген в конце телофазы химически различны. Иными словами, можно предполагать, что так же, как клетка становится в процессе развития тем, чем она является к концу этого развития, так и ген имеет свой онтогенез, определяющийся филогенезом генетических особенностей данного вида. Если это так, то ген на разных этапах развития клетки должен быть различен. Изменения гена на разных этапах развития клетки могут быть выражены схемой: $A — A_1 — A_2 — A_3 — A_4 \ldots A_n$.

При одинаковых условиях развития этот путь изменений в родителях и потомках одинаков, так как определяется в основном филогенией клетки и спецификой ее исходного биохимического состава. Конечный продукт гена может поэтому не изменяться сколько-нибудь заметно в течение ряда поколений, если во время развития половой клетки не произошло каких-либо событий, откло-

нивших в необычную сторону развитие гена и приведших к изменению конечного продукта этого развития. Однако, если такое отклонение развития произошло, то результаты его могут оказаться различными в зависимости от того, на какой стадии развития половой клетки имело место это изменение.

Действие какого-либо агента на стадии гена A_1 может привести к результатам, качественно отличающимся от действия на A_3 или на A_n, причем так как различные гены различны по своим химическим структурам, то и реакция их на воздействие в той или иной стадии развития будет специфической.

Такая гипотеза может объяснить как данные Демерека, так и полученные нами данные о частоте мутирования незрелых половых клеток, находящихся на разных стадиях развития. В то же время вполне возможно, что улавливаемые нами количественные различия отображают имеющие место в процессе спермиогенеза качественные различия в характере и направлении мутационного процесса, индуцированного на разных стадиях развития половой клетки, нами пока не устанавливаемые.

Естественно, что подобные соображения могут быть в настоящее время высказываемы лишь в форме трудно обосновываемой пока гипотезы. Следует ясно представлять себе, что при современном состоянии наших знаний всякое понимание природы гена и генных изменений может быть лишь временным и предназначено прежде всего не столько для объяснения уже имеющихся данных, сколько для использования при постановке новых исследований, которыми следует проверять правильность высказываемых предположений.

В настоящее время нет еще достаточных экспериментальных фактов для предпочтительного отношения к какой-либо из двух рассмотренных нами гипотез. В действительности имеющие место в клетке физико-химические процессы гораздо сложнее, чем наши гипотетические схемы.

Однако, как ни схематичны наши представления, как ни мало мы знаем еще о химической природе белковой молекулы, о синтезе белков в организме и о физико-химических и физиологических процессах в живой клетке, нам представляется, что и эти знания, при сопоставлении их с фактическим материалом, собранным современной генетикой, могут не только привести к новой интерпретации некоторых явлений, которые генетики в настоящее время тщетно стараются объяснить в рамках генетических теорий, но и указать новые пути комплексных исследований, открывающие новые перспективы как для дальнейшего развития генетики, так и в целом для биологической науки.

Возможны многочисленные возражения против представлений, изложенных нами в связи с обсуждением настоящей работы. Многие из этих возражений, возможно, будут правильны и основательны. Нам кажется однако, что генетика подошла к такому этапу развития, когда дальнейший бурный расцвет ее будет связан не с отрывом от остальных областей биологии, а с комплексной работой не только физиков, генетиков и цитологов (это уже имеется), но и физиологов, физико-химиков и биохимиков. На этом пути комплексных исследований предстоит преодолеть немало технических и методологических трудностей. Но именно на этом пути генетику ждут новые блестящие открытия и новые серьезные успехи.

В заключение автор считает своим приятным долгом выразить благодарность Н. И. Шапиро за ценные советы и указания, сделанные при проведении настоящей работы, и лаборантке МГУ С. Л. Шапиро — за техническую помощь в работе.

Выводы

1. Была исследована частота возникновения индуцированных Х-лучами летальных и полулетальных мутаций во 2-й хромосоме у *D. melanogaster* в разных стадиях спермиогенеза. Исследовалась зрелая сперма и три различных типа незрелых половых клеток: а) незрелые половые клетки облученных имаго (сперма, использованная для скрещивания на 20—26-й день после облучения); б) половые клетки, облученные на стадии яйца (4—16 часов после откладки); в) половые клетки, облученные на стадии личинки (60—72 часа со времени откладки яйца).

2. Результаты эксперимента показали, что:

а) частота возникновения леталей (исследовано 503 хромосомы) и полулеталей (исследовано 367 хромосом) в облученной зрелой сперме значительно выше, чем частота возникновения этих типов мутаций в каждом из трех исследованных типов незрелых половых клеток; эти различия статистически вполне достоверны (табл. 3, 4, 5, 6);

б) частота обнаружения леталей (исследовано 1755 хромосом) у личинок, облученных в стадии 60—72 часов после откладки яйца, значительно выше, чем в остальных двух типах облученных незрелых половых клеток (эти различия также статистически достоверны);

в) частота обнаружения полулеталей (исследовано 334 хромосомы) у личинок, облученных на стадии 60—72 часа после откладки яйца, выше, чем при облучении яиц 4—16-часового возраста с момента откладки яйца и чем в облученных незрелых половых клетках имаго (сперме, израсходованной на 20—26-й день после облучения); различие это в отношении облучавшихся яиц 4—16-часового возраста не вполне достоверно (разница превышает свою ошибку в 2.39 раза);

г) частота обнаружения леталей (исследовано 1237 хромосом) и полулеталей (исследована 391 хромосома) в незрелых половых клетках облученных имаго не отличается реально от частоты обнаружения леталей (исследовано 1755 хромосом) и полулеталей (исследовано 244 хромосомы) в яйцах, облученных в стадии 4—16 часов с момента откладки яйца; разница в отношении леталей превышает свою одинарную ошибку в 1.21 раза, а в отношении полулеталей — меньше одинарной ошибки;

д) величина «пучка» возникающих летальных мутаций значительно меньше у облучавшихся личинок 60—72-часового возраста, чем в незрелых половых клетках облученных имаго и чем в половых клетках яиц, облучавшихся через 4—16 часов после откладки;

е) величина «пучка» летальных мутаций, возникающих в незрелых половых клетках облученных имаго, в половых клетках яиц, облученных через 4—16 часов после откладки, приблизительно одинакова (разница меньше своей одинарной ошибки).

3. Данные генетического исследования, приведенные в работе, дают основание считать, что частота индуцированного мутационного процесса различна не только для зрелых и незрелых половых клеток, но и для различных типов незрелых половых клеток и что эта частота зависит от стадии спермиогенеза. В более поздних стадиях спермиогенеза частота мутирования выше, чем в ранних стадиях.

4. Этот вывод подтверждается также гистологическим исследованием гонад *Drosophila*. При облучении яиц 4—16-часового возраста действию X-лучей подвергались недифференцированные еще половые клетки. При облучении личинок 60—72-часового возраста (как показало проведенное нами гистологическое исследование) облучались семенники, почти полностью наполненные сперматоцитами 1-го порядка и имеющие лишь незначительную зону делящихся сперматогоний.

5. Одинаковая частота обнаружения летальных и полулетальных мутаций в незрелых половых клетках имаго и в половых клетках личинок 4—16-часового возраста, а также одинаковая величина «пучков» летальных мутаций в этих двух типах половых клеток дает основание считать, что, применяя для скрещивания сперму облученных имаго, на 20—26-й день после облучения, мы исследуем частоту индуцированного X-лучами мутационного процесса в самых ранних стадиях развития спермиогенеза (повидимому, еще в недифференцированных половых клетках или в ранних стадиях сперматогониальных делений).

6. Полулетали во всех видах облученных половых клеток возникают значительно чаще, чем летальные мутации. Это различие достигает реальности во всех типах половых клеток.

7. В результате предыдущих работ ряда авторов и настоящей работы можно считать установленным, что частота мутационного процесса различна в разных стадиях спермиогенеза. Действие зачаткового отбора не может быть применено для объяснения полученных результатов, так как работа проводилась

с аутосомами. Гипотеза различной компактности плазмы в зрелых и незрелых половых клетках, выдвинутая Г. И. Меллером для объяснения факта различной мутабильности зрелых и незрелых половых клеток, не может служить единственным объяснением наблюдающихся явлений.

Различия физико-химического состояния половой клетки в разных стадиях спермиогенеза играют, повидимому, весьма важную (а может быть, и решающую) роль в наблюдающихся различиях частоты мутирования.

8. В работе выдвигаются две гипотезы для объяснения различной частоты возникновения мутаций на разных стадиях спермиогенеза: 1) изменение способности гена мутировать есть результат изменения физико-химического состояния окружающей ген среды и 2) различие темпов мутирования на разных стадиях спермиогенеза может являться результатом изменения физиологического состояния половой клетки и физико-химического состояния самого гена на разных этапах развития половой клетки. Автор является сторонником второй гипотезы. В связи с обсуждением этих гипотез автор затрагивает некоторые вопросы, связанные с природой наследственных изменений.

Лаборатория генетики
Московский государственный университет

Поступило
28. VII 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Алиханян С. И., Изучение мутационного процесса в левом конце половой хромосомы у *Drosophila melanogaster*, Зоол. журн., 1937.

[2] Берман З. И., Частота мутационного процесса на различных стадиях спермиогенеза у *D. melanogaster*, Бюлл. эксп. биол. и мед., II, в. I, 18—20, 1936. — То же на англ. яз.: Bull. exp. biol. et med., II, H. 1, pp. 16—18, 1936.

[3] Богаченко В. Г. и Лобашов М. Е., Возникновение транслокаций и возраст зачатковых клеток у *D. melanogaster*, Труды Ленингр. об-ва естествоиспытателей, LXV, 2, 1936.

[4] Вермель Е. М., Величина, размножение и рост клеток, Сборн. Рост животных, Биомедгиз, 1934.

[5] Вермель и Шершульская, Материалы к нормальной и патологической гистологии шелковичного червя. Размеры ядер различных тканей и их изменчивость, Арх. анат., гистол. и эмбриол., XIII, 1, 1934.

[6] Дубинин и Волотов, Исследование мутаций в локусе Bar у *D. melanogaster*, Бюлл. эксп. биол. и мед., I, 1936. — То же на англ. яз.: Bull. exp. biol. et med., I, 1936.

[7] Зуйтин А., Об особенностях сперматогенеза у *D. melanogaster*, 1929.

[8] Колесов В., Семенные клетки у клеточных моллюсков, Арх. анат., гистол. и эмбриол., XI, 1932.

[9] Кольцов Н. К., Физико-химические основы морфологии, Госиздат, 1929.

[10] Кольцов Н. К., Наследственные молекулы. Проблемы организации клетки, Биомедгиз, 1936.

[11] Косиков К. В., Влияние возраста и пола зачатковых клеток на частоту мутаций у *D. simulans*, Д. АН СССР, II, 3 (89), стр. 114, 1936.

[12] Леб Ж., Белки и теория коллоидальных явлений, Гизлегпром, 1933. — То же на англ. яз.: Loeb J., Proteins and the theory of colloidal behavior, 1922.

[13] Медведев Н. Н., Получение мутаций у *D. melanogaster* под влиянием комбинированного воздействия Х-лучей и солей тяжелых металлов, Труды Ин-та генетики АН СССР, 10, стр. 211—221, 1935.

[14] Медведев Н. Н., Получение мутаций у *D. melanogaster* под влиянием комбинированного воздействия Х-лучей и низкой температуры, Д. АН СССР, II, 3, 1936.

[15] Нейгауз М. Е., Мутационный процесс под влиянием Х-лучей в зрелых и незрелых зачатковых клетках самца *D. melanogaster*, Биол. журн., III, 1934.

[16] Нейгауз М. Е., Частота возникновения спонтанных леталей в зрелых и незрелых половых клетках у *D. melanogaster*, Д. АН СССР, I, 8 (85), стр. 225—228, 1936.

[17] Папалашвили Г., Влияние комбинированного воздействия рентгеновских лучей и низкой температуры на частоту возникновения транслокаций, Биол. журн., IV, 3, 1935.

[18] Промптов А. Н., Влияние повышенной температуры на половой зачаток в яйце *D. melanogaster*, Биол. журн., III, в. 1, 1934.

[19] Сахаров В. В., Иод как химический фактор, действующий на мутационный процесс у *D. melanogaster*, Биол. журн., II, 1932; III, 1933; IV, 1934.

[20] Сахаров В. В., Цитологическое изучение леталей половой хромосомы *D. melanogaster*, Д. АН СССР, IV, 1935.

[21] Сахаров В. В., Сообщение II. Цитогенетический анализ леталей, полученных при воздействии химических факторов, Бюлл. эксп. биол. и мед., II, 2, 1936.

[22] Серебровская Р. И. и Шапиро Н. И., Частота мутирования аутосом в зрелых и незрелых половых клетках самцов *D. melanogaster* под воздействием Х-лучей, Д. АН СССР, 5—6, стр. 421—428, 1935.

23 Сидоров В. Н., К вопросу о влиянии Х-лучей на мутационный процесс в зрелых и незрелых зародышевых клетках у самцов *D. melanogaster*, Журн. эксп. биол., VII, 1931.
24 Сизова П., Структурные преобразования хромосом под влиянием рентгенизации физиологически измененных клеток, Д. АН СССР, II, 5, стр. 193—194, 1936.
25 Смирнов Ф. А., О семилетальном эффекте, вызванном рентгенизацией *D. melanogaster*, Труды Ленингр. об-ва естествоиспытателей, LXIII, в. 3, 1934.
26 Тимофеев-Рессовский Н. В., К вопросу о функционировании генов в зародышевых клетках, Журн. эксп. биол., VI, 1930.
27 Шапиро Н. И., Влияние возраста зачатковых клеток на процесс возникновения транслокации, Журн. эксп. биол., VII, в. 3, 1931.
28 Шапиро Н. И., Влияние физиологических особенностей клеток на мутационный процесс, индуцированный Х-лучами, Биол. журн., II, 1933.
29 Шапиро Н. И., Существует ли зачатковый отбор у *D. melanogaster*, Д. АН СССР, II (XV), 3 (89), 1936.
30 Шапиро Н. И., Бюлл. эксп. биол. и мед., т. II, в. 6, 1936.
31 Шапиро Н. И., Новые данные по изучению мутационного процесса на разных стадиях спермиогенеза у *D. melanogaster*, Биол. журн., 1937.
32 Шапиро Н. И. и Нейгауз М. Е., Опыт сравнительного анализа мутационного процесса у самок и самцов *D. melanogaster*, Биол. журн., II, в. 4—5, 1933.
33 Шапиро Н. И. и Жолондзь Я. М., Влияние комбинированного действия эфира и рентгена на мутационный процесс у *D. melanogaster*, Зоол. журн., 1935.
34 Alexander J., The physico-chemical mechanism of mutation and evolution, Science, 56, 1922.
35 Alexander J., Kinetic activity, oriented adsorption and molecular deformation as factors in catalysis, Science, 65, 1927.
36 Alexander J. a. Bridges C. B., Some physico-chemical aspects of life, mutation and evolution, Colloid chemistry edited by J. Alexander, New-York, 1928.
37 Altenburg E., The production of mutations by ultra-violet light, Science, 78, 1933.
38 Altenburg E., The artificial production of mutations by ultra-violet light, Amer. Nat., LXVIII, 719, 1934.
39 Altenburg E., The production of mutations by the polar cap'method of treatment, Биол. журн., V, 1936.
40 Artom, Le basi citologiche della sistematica nuova del genere Artemia, Sulla dipendenza fra in numero dei chromosomi etc., Arch. f. Zellforsch., 9, 1913.
41 Bridges C. B., The developmental stages in which mutation occurs in the germ, Soc. Exp. Biol. et Med. Proc., XVII, p. 1—2, 1919.
42 Child G. P., Howland R. B., Observations on early developmental processes in the living egg of D. *melanogaster*, Proc. Science, 77, 1933.
43 Clark J. H., The effect of radiation in proteins, Biological effects of radiation, Edited by B. M. Duggar, I, New-York and London, 1936.
44 Demerec M., What is a gene, Journ. of Heredity, XXIV, 10, 1933.
45 Demerec, High mutability stimulating factor in the Florida Stock of *D. melanogaster*, Genetics, I, 1937.
46 East E. M., The nucleus plasma problem, Amer. Nat., LXVIII, 717—718, 1934.
47 Gates R. R., The stature of chromosomes of *Oenother gigas*, Arch. f. Zellforsch., 1909.
48 Geigy R., Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans les oeufs de *Drosophila melanogaster*, Revue Suisse de Zool., XXXVIII, 1931.
49 Gowen J. W. a. Gay E. H., Gene number, kind and size in *Drosophila*, Genetics, XVIII, I, 1933.
50 Gowen J. W., Biological aspects of the quantum theory of radiation absorption in tissues, Biological Effect of Radiation, v. II, Edited by B. M. Duggar, New-York, 1936.
51 Guenot et Naville, Les chromosomes et la réduction chronique chez *Drosophila melanogaster*, La cellule, XXXIX, 1929.
52 Haldane J. B. S., Biochemical aspects of genetics, Biological Reviews, 1933, 1934.
53 Hanson F., Further data on the influence of physiological differences on the induced mutation rate; anestesia, starvation and sex, Amer. Nat., LXIX, 722, pp. 211—222, 1935.
54 Hanson F. a. Heys F., Durations of the effects of X-rays on male germ cells in *Drosophila*, Amer. Nat., LXIII, 689, pp. 511—517, 1929.
55 Hanson F. B. a. Heys F., An analysis of the effects of the different rays of radium in producing lethal mutations in *Drosophila*, Amer. Nat., LXIII, 1929.
56 Hanson F. a. Heys F., The relations of the induced mutation rate to different physiological states in *D. melanogaster*. I. Irradiation after starvation. II. Irradiation during complete anestesia.
57 Hanson F. a. Winkelman E., Visible mutations following radium radiation in *D. melanogaster*, Journ. of Heredity, XX, 1929. — То же на русском языке, Успехи эксп. биол., т. VIII, в. 4, 1929.
58 Harris W. W., The effect of aging of X-rayed males upon mutation in *Drosophila*, Journ. of Heredity, XXVIII, pp. 299—302, 1929. — То же на русском языке, Успехи эксп. биол., т. VIII, в. 4, 1929.
59 Heilbrunn L. V. a. Masia D., The action of radiations on living protoplasm, Biological Effects of Radiation, Edited by M. Duggar, New-York and London, 1936.

60 Henking, Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten, Zschr. f. wiss. Zool., XLVI, LIV, 1888—1890—1892.
61 Hertwig G., *Artemia salina*, ein Beispiel für die Entstehung einer Gigas-Varietät durch gleichzeitige Verdoppelung der Chromosomenzahl und des Chromosomenvolumens, Morph. Jahrbüch. LXVII, 1931.
62 Hertwig G., Allgemeine Betrachtung über Kernwachstum und Kernteilung auf Grund eines Vergleichens der Kerngrössen von somatischen und generativen Zellen bei Maus und Ratte, Sitzgber.. u. Abh. naturforsch. Ges. Rostok., III, F. III, 1931.
63 Huettner A., Maturation and fertilization in *D. melanogaster*, Journ. of Morphology and Physiology, XXXVII, 1923.
64 Huettner A., The origin of the germ cells in *Drosophila melanogaster*, Journ. of Morphology and Physiology, XXXIX, 1924.
65 Huettner A., The spermatogenesis in *Drosophila melanogaster*, Zschr. f. Zellforsch. u. mickroskopische Anatomie, II, 3—4, pp. 615—637, 1930.
66 Jakoby W., Die Kerngrösse bei männlichen Geschlechtszellen beim Saugetiere in Bezug an Wachstum und Reduction, Zschr. f. Anat. u. Entw. Gesch., LXXXI, 1926.
67 Jeffrey E. G. a. Hicks C. G., The reduction division in relations to mutation in plants and animals, Amer. Nat., LIX, 1925.
68 Kerkis I., The growth of the gonads in *Drosophila melanogaster*, Genetics, XVI, 1931.
69 Kossikow K. V., The lack of effect of etherisation on the X-ray mutation rate in *Drosophila simulans*, Genetics, XX. 4, pp. 363—365, 1935.
70 Marschal El. et Em., Aposporie et sexualité chez les mousses, Bull. Acad. Roy. de Belgique, 12, 1909.
71 Metz C. W., Observations in spermatogenesis in *Drosophila*, Z. f. Zellforsch., IV, H. I, 1926.
72 Moore W. G., A comparison of the frequencies of visible mutations produced by X-rays treatment in different developmental stages in *Drosophila*, Genetics, XIX, pp. 209—222, 1934.
73 Moore W. G., The production of sterility in *Drosophila melanogaster* by X-rays treatment, Amer. Nat., pp. 508—516, 1934.
74 Morgan a. Bridges, The origin of hynandromorphs, Carnegie Inst. of Washington Publ., 278, 1919.
75 Muller H. J., Further changes in the white-eye series of *Drosophila* and their bearing on the manner of occurence of mutation, Journ. of Exper. Zool., XXXI, 4, 1920.
76 Muller H. J., Artificial transmutation of the gene, Science, LXVI, 1927.
77 Muller H. J., The measurement of gene mutation rate in *Drosophila*, Genetics, XXVIII, 1928.
78 Muller H. J., The problem of genic modification, Verhandl. d. V Internat. Kongr. f. Vererb., I, pp. 234—260, 1928.
79 Muller H. J., Further studies of the nature and cause of gene mutations, Proc. of the sixt Intern. Congr. of Genetics, pp. 213—255, 1932.
80 Muller H. J. a. Altenburg E., The frequency of translocations produced by X-rays in *Drosophila*, Genetics, XV, 4, pp. 283—311, 1930.
81 Muller H. J., Prokofyeva A. A. a. Raffel, Minute intergenic rearrangement as a cause of apparent «gene mutations», Nature, CLV, pp. 253, 1935.
82 Muller H. J. a. Settles F., The non-functioning of the genes in spermatozoa, Z. Abstam. Lehre, 43, pp. 295—312, 1927.
83 Nawashin M., Chromatin mass and cell volume in related species, Univ. Calif. Public. Agric. Sci., VI, 1931.
84 Nonidez I. N., Internal fenomena of reproduction in *Drosophila*. Biol. Bull., XXIX, 1920.
85 Painter T. S., A new method for the study of chromosome aberrations and the plotting of chromosome maps in *Drosophila melanogaster*, Genetics, XIX, pp. 175—188, 1934.
86 Painter T. S., The morphology of the third chromosome in the salivary gland of *Drosophila melanogaster* and a new cytological map of this element, Genetics, XX, 1935.
87 Patterson J. T. and Muller H. J., Are «progressive» mutations produced by X-rays? Genetics, XV, 6, 1930.
88 Patterson J. T., Brewster W., Ston a. Winchester A., Effect produced by aging and X-raying eggs of *Drosophila melanogaster*, Journ. of Heredity, XXIII, 8, pp. 325—333, 1932.
89 Serebrowsky A. S., A general scheme for the origin of mutations, Amer. Nat., LXIII, p. 374—378, 1929.
90 Stevens, A study of the germ cells of certain *Diptera* with reference to the heterochromosomes and the phenomenon of synapsis, Z. of exp. Zool., V, 1907.
91 Strasburger F. H., *Drosophila melanogaster* Meig, Eine Einführung in den Bau und die Entwicklung, 1935.
92 Timofeeff-Ressovsky N. W., Auslösung von Vitalität-mutationen durch Röntgenbestrahlung bei *Drosophila melanogaster*, Nachricht von der Gesell. der Wissensch. zu Göttingen, 1935.
93 Timofeeff-Ressowsky N. W., Mutationsforschung in der Vererbungslehre, Wissensch. Forschungsgesch., XLIII, 1937.
94 Troland L. T., The chemical origin and regulation of life, Monist, 1914, цит. по Бриджесу и Александеру, 1928.

[95] Troland L. T., The enzyme theory of life, Cleveland Med. J., 1916, цит. по Бриджесу и Александеру, 1928.
[96] Troland L. T., Biological enigmas and the theory of enzyme action, Amer. Nat., 1917, цит. по Бриджесу и Александеру, 1928.
[97] Ward F. D., The production of mutations in *Drosophila melanogaster* by irradiation with alpha-rays, Genetics, XX, 1935.
[98] Wettstein F., Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage, Mitt. 2, Bibl. Genetica, X, 1928.

Z. I. BERMAN. PHYSIOLOGICAL STATE OF THE GERM CELL AND THE PROCESS OF GENETIC VARIABILITY

Effect of X-rays on mutation of various stages of the spermatogenesis in *Drosophila melanogaster*

SUMMARY

1. The works of Harris, Hanson and Heys, Hanson and Winkelman, Shapiro, Moore, Neuhaus, Kossikow and others have shown that the frequency of lethals, visible mutations and chromosomal aberrations produced by X-rays is considerably lower in immature sex cells than in the spermatozoa. The cause of this phenomenon so far remains unclear and not one of the hypotheses put forward thus far has yet been proved. Besides, the question of the presence of different mutation rates within the immature sex cells, and whether these differences depend on the stage of development of the immature sex cell at the time of X-raying, has also not been solved. At the same time these differences of mutation rates of mature and immature sex cells under the action of X-rays constitute part of the great and important problem of the relation existing between the mutation process, the physiological condition and physical and chemical properties of the sex cell.

Detailed studies of this problem are of primary importance in clearing up these questions and they may provide us with new ways for further investigations.

2. Experiments were set out with the purpose of obtaining more accurate data, checking some contradictory results and verifying hypotheses of the above mentioned authors, of defining more precisely the rough and false term «immature sex cell», and establishing the relation existing between the mutation and the stage of development of the X-rayed sex cell.

3. The frequency was studied of lethals and semilethals induced by X-rays in chromosome II at various stages of spermatigenesis in *D. melanogaster*. Mature sperm and three different types of immature sex cells were studied: a) immature sex of X-rayed imago (the sperm was used for crossing 20—26 days after X-raying); b) sex cells X-rayed at the egg stage (1—16 hours after laying); c) sex cells X-rayed at the larval stage (from 50 to 72 hours after the eggs were laid).

4. Our data lead us to the following conclusions:

a. The lethals (503 chromosomes were studied) and semilethals (367 chromosomes) arise with a frequency considerably higher in X-rayed mature sperm than in either of the three types of immature sex cells chosen for our studies.

The differences are statistically significant.

b. The frequency of lethals (1755 chromosomes were studied) produced in larvae which were X-rayed from 60 to 72 hours after egg-laying, is considerably higher than in the two other types of treated immature sex cells. Also these differences are statistically significant.

c. Semilethals (334 chromosomes were studied) arise with a higher frequency in larvae X-rayed from 60 to 72 hours after egg-laying than in eggs X-rayed from 4—16 hours after laying or in X-rayed immature sex cells of imago (used was the sperm from 20 to 26 days after X-raying). Compared with eggs X-rayed at the age of one hour or from 4 to 16 hours this difference is not quite significant (the difference exceeds its probable error by 2.39 times).

d. There is not a significant difference between the frequencies of lethals (1237 chromosomes were studied) and semilethals (391 chromosomes) produced in immature sex cel s of the X-rayed imago on the one hand, and of lethals (1755 chro-

mosomes were studied) and semi-lethals (244 chromosomes) obtained in eggs treated from 4—16 hours after laying, on the other (the difference exceeds its probable error by 1.21 times for lethals, and by less then its probable error for semi-lethals).

e. «Bundles» of lethals proceeding from larvae treated at the age of 60—72 hours are considerably smaller than those obtained from immature sex cells of the treated imago or of eggs treated at the age of 4 to 16 hours.

f. The bundle size of lethals produced in immature sex cells of the X-rayed imago and in those of lethals obtained in eggs treated at the age of 4—16 hours after laying, is approximately equal (the difference is below its probable error).

5. The genetic data given in the present communication lead up to the conclusion that the frequency of induced mutations is different not only in mature and immature sex cells but in different types of immature sex cells as well, and that this frequency depends on the stage of spermatogenesis. The mutation frequency is lower at later stages and is higher at earlier ones.

6. The last conclusion is confirmed by a histological examination of the gonads of *Drosophila*. The sex cells of eggs X-rayed at the 4—16 hours after laying were non-differentiated at the time of treatment whereas larvae rayed at 60—72 hours after laying had the testicles (as we could determine from our cytological picture) filled with spermatocytes of the first order and only an insignificant zone of dividing spermatogonia was present.

7. The fact that the frequencies of lethals and semi-lethals respectively are equal in the immature sex cells of the imago and in the sex cells of 4—16 hours old larvae and that the bundles size for lethals in the same in these two types of sex cells makes it possible to suppose that when the sperm is used 20—26 days after X-raying the frequency of the mutational process is studied must have been in the earliest stages of spermatogenesis at the time of treatment (in that period the sex cells are probably not yet differentiated or else we must be dealing with the earliest stages of spermatogonial cells).

8. In all the types of treated sex cells semi-lethals arise much oftener than lethals. This difference is significant for all the types of sex cells studied.

9. Previous data supplied by a series of authors, and as well as our own findings, make it certain that the frequency of the mutations in different stages of spermiogenesis is not the same. Our resuits cannot be explained by means of germinal selection, for we employed the 2-nd chromosome throughout our work.

Muller's interpretation of the difference in mutabillity of mature and immature sex cells which advocates differential compactness of the plasma in mature and immature sex cells is highly probable,though not the only one, for it cannot explain all the facts observed.

The physical and chemical differences of the sex cell at various stages of spermatogenesis play apparently an important (and perhaps decisive) rôle in the different mutation frequencies observed.

10. The present author offers two hypotheses for the explanation of the variation of mutability with different stages of spermatogenesis. Firstly, the alteration in gene-mutation can be the result of a change of the physical and chemical conditions surrounding the gene, and, secondly, the differential mutation rates can be the result of physical and chemical changes in the gene itself at various stages of the development of the sex cell.

In discussing these hypotheses the author touches several questions regarding the nature of gene changes.

Laboratory of Genetics of the Moscow State University

Received 28.VII/1937

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Е. Ф. ГУРЬЯНОВА

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ФАУНЫ ПОЛЯРНОГО БАССЕЙНА *

(на основе анализа фауны *Amphipoda* и *Isopoda*)

(*Представлено академиком* **С. А. Зерновым**)

В недавно появившейся сводке по зоогеографии моря автор ее Свен Экман (Sv. Ekman, 1935) подводит итоги наших знаний по зоогеографии мирового океана и, в частности, по зоогеографии Арктики. Однако отсутствие материалов по восточному сектору Арктики и по фауне Японского, Охотского и Берингова морей привело автора этой прекрасной книги к целому ряду ошибок и, в частности, к установлению неправильных границ Арктической области. Устанавливая эндемизм, оригинальность и «высокую арктичность» фауны Полярного бассейна, Sv. Ekman в то же время приравнивает к ней и фауну наших дальневосточных морей, включая Берингово, Охотское и северную часть Японского моря в Арктическую область. Новые данные, полученные работами крупных советских экспедиций, работавших и в области Полярного бассейна, и на Дальнем Востоке, позволяют внести коррективы в работу Экмана и значительно дополнить и углубить общие представления о характере Арктической области, об ее границах и отношениях к фаунам других зоогеографических областей.

Прежние представления о характере и истории развития арктической фауны были основаны на изучении фауны главным образом Северной Норвегии, Шпицбергена, Гренландии, Баренцова и Гренландского морей, т. е. в значительной мере лишь на исследованиях западного сектора Арктики. Этот район однако, как показали исследования последних лет, заселен по преимуществу северо-атлантической фауной, и фауна его настолько импрегнирована иммигрантами из Атлантики, что имеет мало общего с настоящей автохтонной арктической фауной. О фауне сибирских морей имелись лишь отрывочные данные по сборам экспедиций «Vega», «Dijmphna», Русской полярной, русских гидрографических и некоторых других. Только с организацией советских полярных экспедиций началось систематическое и планомерное изучение высокой Арктики, и мы впервые детально познакомились с настоящей высокоарктической, весьма оригинальной автохтонной фауной, населяющей восточный сектор Арктики в области континентального плато, и впервые получили материалы по фауне глубин Полярного бассейна. В этом отношении работы экспедиций Арктического института и Главного управления Северного морского пути на ледоколах «Седов», «Сибиряков», «Малыгин», «Русанов», судне «Ломоносов» 1930—1934 гг. и в особенности I высокоширотной экспедиции ГУСМП на ледокольном пароходе (л/п) «Садко» открыли новую эпоху в истории изучения Арктики. Эти экспедиции собрали богатый материал по бентосу континентали восточного сектора Арктики, на склоне континентальной ступени и в абиссали Полярного бассейна. Большое значение имеют также прибрежные работы Государственного гидрологического

* Настоящий доклад, хотя был подготовлен к совещанию по зоологическим проблемам, но не был на нем доложен ввиду отсутствия докладчика (невозможности приехать).

института по западному побережью Новой Земли (П. Ушаков и др., 1923—1927) и Арктического института по восточному берегу Новой Земли (Е. Есипов, Г. Сластников, 1933—1934), впервые собравшие фаунистические материалы у самых берегов, на глубинах от 100 до 0 м. Очень много для понимания арктической фауны дали также работы К. М. Дерюгина в Белом море (1922—1923), по Кольскому меридиану (1921), у побережья Мурмана (работы К. Дерюгина и его учеников, 1921—1926) и исследования фауны дальневосточных морей Государственным гидрологическим институтом и Тихоокеанским институтом рыбного хозяйства и океанографии (1925—1933) под общим руководством К. Дерюгина.

Хотя на карте Арктики остаются еще обширные белые пятна, не затронутые исследованиями, и материалы, полученные советскими экспедициями, еще далеко не все опубликованы, но уже начинает довольно определенно вырисовываться общий облик бентонической фауны Полярного бассейна (в широком смысле), взаимоотношения этой фауны с фауной Северной Атлантики и Тихого океана и намечаются отдельные этапы в эволюции арктической фауны.

Материалы по *Amphipoda* и *Isopoda* почти всех советских полярных и дальневосточных экспедиций были обрабстаны мною, и естественно поэтому, имея такой обширный материал, попытаться наметить общую схему развития арктической фауны. Правда, наиболее близкую к истине картину можно получить лишь при анализе всех групп беспозвоночных и рыб, и судить о всей фауне на основании лишь двух групп (*Amphipoda* и *Isopoda*) трудно, но тем не менее большое богатство видами и сравнительно хорошая изученность этих отрядов позволяют делать и более широкие обобщения. Объединение амфипод и изопод при зоогеографических выводах нам представляется особенно удобным потому, что и те и другие подчиняются одним и тем же законам географического распространения (обе группы не имеют планктонной личинки: яйца и вылупившаяся молодь вынашиваются на брюшной стороне самки). По этой же причине при анализе арктической фауны мы исключаем паразитические формы изопод, распространение которых диктуется иными закономерностями.

В настоящее время для Арктической области указывается около 500 видов *Amphipoda-Gammaridea* [по K. Stephensen (1932) 451 вид; несколько десятков видов добавляется более поздними работами K. Stephensen, A. Schellenberg и Ев. Гурьяновой] и около 200 видов *Isopoda* [по Ев. Гурьяновой (1932) 168 видов, кроме паразитических форм]; вся эта богатая фауна заселяет в сущности Полярный бассейн, если понимать его в широком смысле, т. е. моря Гренландское, Норвежское, Баренцово, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-сибирское, Чукотское, Бофора, район Канадского архипелага, Баффинова залива, побережья Гренландии, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и собственно Полярный бассейн (глубины в районе Северного полюса). Подвергая зоогеографическому анализу список известных для этого района амфипод и изопод, попытаемся разобраться в истории развития арктической фауны.

Sv. Ekman (1935) при разборе арктических морей выдвигает два основных положения, подкрепляя их анализом фауны и ссылками на геологические данные, а именно: 1) что в основе фауна континентального плато Арктической области оригинальна, автохтонна и высокоарктическая и 2) что корни этой эндемичной высокоарктической фауны лежат в северной части Тихого океана. Правильность этих положений прекрасно иллюстрируется разбором фауны *Amphipoda* и *Isopoda*. Однако, рассматривая арктическую фауну в целом, Ekman не касается деталей истории развития этой фауны и разрешает вопрос в общей форме. Мы, располагая значительно более богатым материалом, имеем возможность уже ближе подойти к решению вопроса о происхождении и развитии фауны Арктики. Многие из зоогеографических выводов, сделанных на основании анализа арктической фауны, уже опубликованы мною в серии статей, посвященных арктическим амфиподам и изоподам, и частично использованы Экманом в его книге. В настоящем докладе мною подводятся уже общие итоги всех моих исследований над ракообразными Арктической области, и поэтому неизбежны в некоторых частях повторения ранее сделанных выводов. Эти повторения, однако, совершенно

необходимы при попытке дать общую картину происхождения и развития фауны ракообразных Полярного бассейна.

Фауна ракообразных арктических морей по составу чрезвычайно богата, пестра и разнообразна. Сопоставляя данные по распространению и распределению отдельных видов в Арктике и кладя в основу экологический принцип, можно было при предварительном анализе выделить по крайней мере 10 зоогеографических групп, слагающих арктическую фауну. Однако, если в основу анализа положить исторический принцип, т. е. происхождение той или иной группы видов, то оказывается, что все 10 групп, выделенных мною ранее при анализе арктической фауны, хорошо укладываются в 3 основные зоогеографические группы, имеющие разное происхождение: I группа — автохтоны Арктики, II — иммигранты из Атлантики и III — иммигранты из Тихого океана. Каждая из этих крупных групп распадается на еще более мелкие подразделения, объединяющие различные виды по экологическому принципу, с одной стороны, и по времени проникновения в Арктику или возникновения в Арктике — с другой.

Таким образом зоогеографический состав современной фауны *Amphipoda* и *Isopoda* Арктической области представляется нам в следующем виде:

I группа — автохтоны Арктики.
1. Эндемики Арктической области
   а) Эврибионтные циркумполярные виды;
   б) Высокоарктические виды.
   в) Формы глубокого Полярного бассейна.
2. Солоноватоводные реликты.
3. Арктическо-бореальные виды.

II группа — иммигранты из Северной Атлантики.
1. Современные послеледниковые иммигранты.
   а) Прибрежные бореальные виды.
   б) Северо-атлантические формы континентального плато.
2. Реликты литоринового времени.

III группа — иммигранты из Северной Пацифики.
1. Современные иммигранты.
2. Плиоценовые реликты (амфибореальные виды).

Эндемизм фауны ракообразных Полярного бассейна выражен очень сильно. Среди амфипод эндемики составляют около 41%, а среди изопод около 34% общего числа известных для Арктики видов. Эндемизм арктической фауны усиливается в значительной степени тем, что эндемичны не только виды, но и роды. Как раз разбор этих эндемичных арктических родов ракообразных дает особенно много для понимания истории развития арктической фауны. Типичными автохтонными и эндемичными для Арктики родами мы считаем роды *Acanthostepheia*, *Onisimus*, *Pseudalibrotus* из амфипод и род *Mesidothea* из равноногих. Род *Acanthostepheia* представлен тремя видами: *A. malmgreni* (Goës), *A. behringiensis* (Lock.) и *A. incarinata* Gurjan. Все три вида заселяют континентальное плато арктических морей, но не циркумполярны, и все три вида представлены в Карском море. *A. malmgreni* — форма типично морская, высокоарктическая, распространена от берегов Новой Земли до Берингова пролива, известна из северной и восточной части Баренцова моря и у берегов Западной и Восточной Гренландии. На карте 44 (K. Stephensen, 1931, стр. 239) видно, что в области Гренландского и Норвежского морей и в западной части Баренцова моря этот вид отсутствует. Ясно выраженный хиатус в географическом распространении в этом районе очень характерен для многих автохтонных высокоарктических форм, так называемых «почти циркумполярных» форм (H. Hansen, 1916). Второй вид *A. behringiensis*, весьма близкий таксономически к *A. malmgreni*, приспособлен к пониженным соленостям, редко встречается в условиях нормальной морской солености и по географическому распространению должен быть отнесен к формам восточного сектора Арктики, так как заселяет мелководья от Печор-

ского района Баренцова моря и Белого моря до моря Бофора включительно. Этот вид проникает также и в северную часть Берингова моря. Третий вид *A. incarinata* уже типично солоноватоводный, населяющий в большом количестве устья рек Кары, Оби и Енисея. Характерно, что только один из видов (*A. behringiensis*) выходит за пределы Арктики, слабо проникая вдоль азиатского берега в северную часть Тихого океана, и что все три вида образуют один ясно выраженный экологический ряд, каждое звено которого соответствует той или иной степени солености. В подобные экологические ряды, соответствующие различным соленостям, располагаются представители многих родов арктических ракообразных.

Второй эндемичный для Арктики род *Onisimus* дает еще более интересную картину. В настоящее время известно уже 13 видов этого рода. Как показывает карта 2 (Е. Гурьянова, 1932, стр. 162), 11 видов представлены в Карском море и только 2 вида [*Onisimus leucopis* (G. Sars) и *Onisimus sextoni* (Chevreux)] не найдены здесь. Первый добыт на глубинах Гренландского моря, второй — на глубинах Скандского бассейна, к северу от Лофотен. Главная масса видов заселяет восточный сектор Арктики, и ареал их распространения характеризуется таким же ясно выраженным хиатусом в западном секторе Арктики, как и у *Acanthostepheia malmgreni*. Некоторые виды, как это хорошо видно на карте, отчасти распространяются как в Северную Атлантику, так и в Тихий океан. Так, *O. edwardsi*, *O. plautus* и *O. normani* спускаются вдоль склона континентальной ступени к югу от Шпицбергена (по восточному склону Гренландского моря), доходят до берегов Норвегии и по дну Норвежского жолоба проходят в Скагеррак и Каттегат. С другой стороны, *O. derjugini*, заселяя сибирское побережье, спускается вдоль азиатского побережья в Берингово и Охотское моря. Центр развития этого рода, очевидно, лежит в области Карского моря и моря Лаптевых. Вторая отличительная черта этого рода — это то, что вся масса видов — типично мелководные виды, заселяющие континентальное плато, и только *O. leucopis* и *O. sextoni* глубоководные. Однако есть основания предполагать, что оба эти вида отщепились сравнительно недавно от сравнительно мелководных видов, так как *O. leucopis* все же имеет, хотя и редуцированные, глаза и только *O. sextoni* слепой. С другой стороны, некоторые виды, например, *O. turgidus*, *O. plautus*, *O. normani*, имеют широкий диапазон вертикального распределения (от 0 до почти 1000 м), причем *O. turgidus*, добытый с больших глубин, также обнаруживает тенденцию к редукции глаз. Наибольший интерес представляет распределение видов *Onisimus* по степеням солености. Здесь налицо длинный экологический ряд, подобный ряду *Acanthostepheia*, от видов типично морских (*O. leucopis*, *O. sextoni*, *O. normani*) до видов солоноватоводных, эстуарных (*O. botkini*). Таким образом, род *Onisimus*, типичный представитель арктической фауны континентального плато, дает яркий пример расщепления видов под влиянием изменений солености и выделения солоноватоводных форм, с одной стороны, и форм глубоководных — с другой. Кроме того, выработавшаяся у многих способность к расширению вертикального распространения дает им возможность выходить из пределов своего ареала и мигрировать в бореальную область (благодаря способности к субмергенции *O. plautus* и *O. normani* получили возможность пройти по глубинам Норвежского жолоба в датские воды до Богуслена). В смысле завоеваний новых ареалов обитания, в связи с приспособлением к изменяющимся соленостям и расщеплением видов, наиболее яркий пример дает нам третий эндемичный арктический род из амфипод *Pseudalibrotus*. Известно 6 видов этого рода. Два из них (*Ps. glacialis* и *Ps. nanseni*) типично морские, заселяющие высокую Арктику, пелагические виды, циркумполярны по характеру своего распространения. *Ps. litoralis*, прибрежный литоральный солоноватоводный вид эстуарного типа, распространен вдоль берегов западного сектора Арктики (от западного побережья Новой Земли до Северной Норвегии, берега Шпицбергена, Западной и Восточной Гренландии). *Ps. birulai* — эстуарная форма сибирского побережья, встречающаяся только при соленостях около 5—1‰ в устьях рек Кары, Оби, Енисея, Катанги, Лены, Яны, Индигирки и Колымы, и, наконец, *Ps. caspius* и *Ps. platycerus*, чрез-

вычайно близкие к высокоарктическим видам, заселяют глубины Каспийского моря. Что каспийские *Pseudalibrotus* иммигрировали в Каспий из Арктики, это ни у кого не вызывает сомнений. Спорным является лишь время и путь этой миграции. На основании экологических данных по видам *Pseudalibrotus* и современному их географическому распространению [Е. Гурьянова (1932), карта 3, стр. 166], наиболее вероятным представляется проникновение этих форм в Каспий в постплиоцене, и не по пресноводным путям Камы и Волги, а по солоноватоводному пути, где-то к востоку от Урала. Восточный путь подтверждается, по моему мнению, тем, что *Ps. caspius* необычайно близок к *Ps. birulai*, распространенному только вдоль сибирского берега. Близость этих видов настолько велика, что для меня еще неясно, следует ли выделять сибирского *Ps. birulai* в самостоятельный вид. Тщательное сравнение каспийских экземпляров *Ps. caspius* Grimm. G. Sars с *Ps. birulai* Gurjan. из устьев Оби, Енисея и Лены приводит к выводу, что родство их не дальше степени подвида и что, следовательно, описанный мною в 1932 г. *Ps. birulai* лучше называть *Ps. caspius* Grimm subsp. *birulai* Gurjan. Что *Pseudalibrotus* проникли в Каспий не по пресным, а по солоноватоводным путям, в этом нас убеждает, во-первых, то, что ни каспийские, ни полярные *Pseudalibrotus* не встречаются в совершенно пресной воде (пресноводных видов этого рода неизвестно) и что, во-вторых, среди громадного материала по *Pseudalibrotus*, прошедшего через мои руки, взрослые экземпляры, несущие яйца или молодь, были добыты только при *S* не ниже 5—3‰, тогда как экземпляры, пойманные в местах с более низкой соленостью и в почти пресной воде, в те же периоды, когда ловились в море самки с яйцами и молодью, никогда не имели ни яиц, ни молоди. Повидимому, *Pseudalibrotus*, хотя и могут выносить почти пресную воду, но неспособны в ней к размножению.

Аналогичное географическое распространение и родственные связи с каспийскими представителями имеют также среди автохтонных эндемичных для Арктики родов амфипод роды *Gammaracanthus* и *Pontoporeia*; основной ареал обитания этих родов — восточный сектор Арктики; здесь эти роды дают экологические ряды видов, распределяющихся по степеням солености от типично морских до эстуарных солоноватоводных; кроме того, эти роды имеют сохранившихся в реликтовом состоянии и отщепившихся до степени подвидов представителей в Балтийском и Каспийском морях и в пресных озерах (ледниковых) Северной Европы и Америки.

Распределение и экология видов всех этих эндемичных для Арктики родов амфипод и родственные связи арктических видов между собою и с представителями фаун Балтийского и Каспийского морей дают прямые указания на историю развития автохтонной высокоарктической фауны ракообразных.

Еще больший интерес с этой точки зрения представляет рассмотрение рода *Mesidothea* Rich. из равноногих раков. Те пути эволюции эндемичных арктических родов, которые мы наметили для бокоплавов, а именно расщепление на виды, приспособленные к различным степеням солености, и отщепление видов глубоководных, в наиболее яркой форме находят свое отражение на эволюции морских тараканов. Род *Mesidothea* — типичный эндемик высокой Арктики — представлен четырьмя хорошо отграниченными видами, распространенными исключительно в Арктике. Вне Арктической области этот род представлен только реликтовыми формами, производными от высокоарктических исходных видов.

Распределение этих видов и более мелких таксономических единиц в пределах Арктики и вне ее исключительно интересно. Этот род дает основные предпосылки для суждения о развитии арктической фауны и о древних связях ее с Балтикой, Каспием и северными частями Атлантического и Тихого океанов.

В Арктике *Mesidothea* представлена тремя видами, заселяющими область континентального плато [*M. sabini* (Kr.), *M. sibirica* (Birula), *M. entomon* (L.)] и одним глубоководным видом [*M. megalura* (G. Sars)]. *M. sabini* относится к «почти циркумполярным» видам (H. Hansen, 1916) с резко выраженным хиатусом в географическом распространении между Гренландией и восточной поло-

виной Баренцова моря. *M. sibirica* и *M. entomon* — типичные представители форм «восточного сектора Арктики», основной ареал обитания которых лежит между Новой Землей и Беринговым проливом. *M. megalura* — стенобатная абиссальная форма, заселяющая глубины Гренландского моря и центральную впадину Полярного бассейна (сборы л/п «Садко» 1937 г.). Характер распространения видов показывает, что центр развития этого рода лежит в области Карского моря и моря Лаптевых [см. карту 3, Е. Гурьянова (1932), стр. 175]. *M. sabini* и *M. entomon* дают картину расщепления вида на мелкие таксономические единицы в связи с различными степенями солености. *M. sabini* образует два хорошо выраженных подвида, обладающие разными экологическими ареалами: *M. sabini* (Kr.) *sabini* — исходная форма типично морская, заселяющая высокую Арктику на глубинах свыше 100 м и распространенная почти циркумполярно; *M. sabini* (Kr.) *robusta* Gurjan., отщепившаяся от исходной формы, заселяет опресненные мелководья сибирского побережья и проникает в юго-восточную часть Баренцова моря.

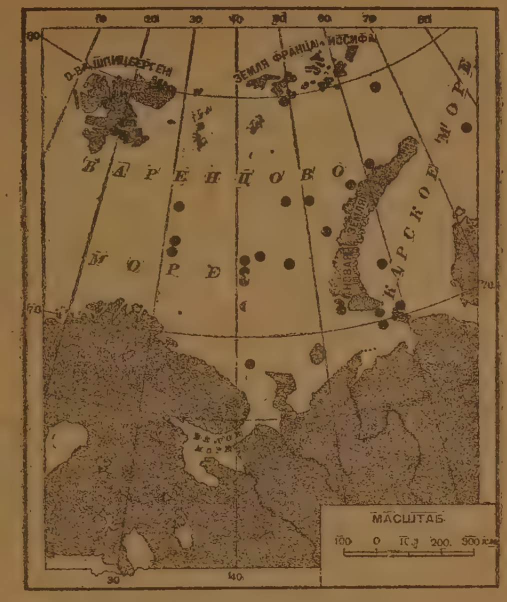
M. entomon (L.) расщепляется на 4 подвида: 1) *M. entomon* (L.) *entomon*, заселяющий Балтийское море и эстуарий Чешской губы (реки Индига, Пеша) и Белого моря (реки Северная Двина, Мезень, Поной); 2) *M. entomon* (L.) *glacialis* Gurjan., заселяющий устья рек Печоры, Кары, Оби, Енисея, Катанги, Лены, Колымы и других сибирских рек и глубины Южного Каспия; 3) *M. entomon* (L.) *orientalis* Gurjan., заселяющий устья рек Анадыря, Амура и опресненные побережья Камчатки и Охотского моря, и 4) *M. entomon* (L.) *vetterensis* Ekm., встречающийся в озерах Швеции и в Ладожском озере *. Мало того, благодаря современной изоляции отдельных колоний морского таракана друг от друга, намечается ясная тенденция к дальнейшему расщеплению. Так, *M. entomon entomon* из устья Северной Двины выделилась уже до степени формы [*M. entomon* (L.) *entomon* f. *septentrionalis* Gurjan.). *M. entomon glacialis* в Каспийском море образовала f. *caspia* G. Sars **, а экземпляры из устьев сибирских рек дают уклонения, заметные просто на-глаз (экземпляры из Обь-Енисейского залива отличаются от ленских и колымских, которые, в свою очередь, отличаются друг от друга, и т. д.). Такие же уклонения наблюдаются и в различных колониях *M. entomon* (L.) *orientalis* Gurjan.; так, морфологически уже хорошо отличимы друг от друга формы из Берингова моря, шантарские и амурские.

Экологические ряды по солености в роде *Mesidothea* наиболее полно выражены, образуя непрерывную цепь видов от типично морских до типично пресноводных. Характерно, что в условиях и соленых, и пресных континентальных вод (Каспий) представители высокоарктического рода *Mesidothea* сохраняют холодолюбивость. Крайняя морская, стенохалинная форма в этой цепи *M. megalura* по некоторым признакам близка к промежуточному звену, эврихалинному виду *M. sibirica*. Только у этих двух видов, в противоположность всем остальным, молодые экземпляры обладают зазубренными краями тельзона. Это дает некоторое основание думать, что оба эти вида отщепились от общего исходного вида, когда-то населявшего арктический бассейн. Этот исходный вид, под влиянием изменений среды, происходивших в Арктике, выделил по одной линии наиболее стенобионтный, ушедший на глубины вид *M. megalura*, а по другому пути виды, приспособившиеся к сильным изменениям солености, и, в первую очередь, *M. sibirica*, а затем и *M. entomon*. С другой стороны, глубоководная *M. megalura* сохраняет большую близость и к оставшемуся на морской континентали *M. sabini* (Kr.).

* По имеющимся у меня экземплярам из Ладожского озера, переданным мне проф. Правдиным.

** Систематическое положение каспийской формы следует пересмотреть, так как, повидимому, мои данные в работе 1933 г. неверны. Дело в том, что при биометрии мною были изучены и экземпляры ЗИН, не отличимые от сибирских по внешнему виду, но с этикеткой «Устье р. Волги». Как теперь выясняется, здесь, повидимому, была ошибка (перепутаны этикетки), так как в устье Волги по работам экспедиции ВНИРО и А. Державина *M. entomon* не встречается. Повидимому, индексы, вычисленные мною для каспийских форм, неверны, так как они выражают смесь цифр, характерных для сибирских и каспийских экземпляров. По внешнему виду каспийские (южные) более похожи на *M. sibirica*.

Таким образом, по своим систематическим признакам *M. megalura* указывает на очень близкую генетическую связь всех 4 основных видов *Mesidothea*, т. е. на сравнительно недавнее расщепление видов этого рода.



Фиг. 1. Распространение *Munnopsurus giganteus* (G. Sars) в Баренцовом море

Мы уже указывали, что эндемизм арктической фауны ракообразных выражен в высокой степени; хотя эндемичных родов и не много, но число видовых эндемиков — от 30 до 40% всех видов, известных для Арктики. По характеру современного географического распространения эндемики Арктической области распадаются на несколько групп. Так, имеются эврибионтные циркумполярные формы, которые выносят значительные колебания температуры от отрицательных до положительных; поэтому они не имеют хиатуса в своем ареале и проникают частично в северные части Атлантического и Тихого океанов, пользуясь глубокими жолобами (например, Норвежским жолобом и Фарерским каналом) и холодными течениями (например, Лабрадорским течением и холодными токами из Анадырского и Олюторских пятен вдоль берегов Камчатки). Примерами таких эврибионтных циркумполярных форм служат *O. plautus*, *Lepidepecreum umbo*, *Aristias tumidus*, *Acanthonotozoma serratum*, *A. inflatum*, *Arrhis phylonyx*, *Halirages fulvocinctus* и др. из амфипод и *Munnopsis typica*, *Janira tricornis* и др. из изопод.

Другие из арктических эндемиков, более чувствительные к изменениям температуры, встречаются почти исключительно при отрицательных температурах; поэтому мы относим их к видам высокоарктическим. Многие из них имеют циркумполярное распространение, но совершенно явно избегают отепленный юго-западный район Баренцова моря, норвежское побережье и Дэвисов пролив. Весьма показателен характер распределения этих форм в Баренцовом море по Кольскому меридиану. *Acanthostepheia malmgreni*, *Socarnes bidenticulatus*, *Munnopsurus giganteus*, *Mesidothea sabini* обнаруживают закономерное появление в холодных прослойках между ветвями Нордкапского течения, отсутствуя в районах прохождения осей главных ветвей этого течения. В годы ослабления напора гольфстримных струй эти формы наступают на юго-запад, проникая даже на широте 69° до 32-го меридиана (Е. Гурьянова, 1928, 1929, 1934) (фиг. 1). Наоборот, в годы сильного напора атлантических вод граница распространения этих видов в Баренцовом море сдвигается на северо-восток, и на Кольском меридиане (33°30 E) они не встречаются вовсе. Здесь, на этом меридиане, ярко выражена картина борьбы атлантических и арктических вод, отражающаяся не только в перемещениях линии полярного фронта, но и в закономерных колебаниях границы проникновения высокоарктических форм ракообразных в субарктическую часть Баренцова моря. Перемещения этой границы в открытом море находят отражение и в фауне ракообразных Кольского залива. Установлено (Е. Гурьянова, 1928), что чередования холодных и теплых годов, связанные с пульсациями Гольфстрима, сопровождаются то массовым развитием (в холодные годы) арктических видов в Кольском заливе (например, *Stegocephalus inflatus* Kr.), то почти полным их исчезновением (в теплые годы).

Наконец, к эндемикам Арктики относятся и так называемые «формы глубокого Полярного бассейна» (deep Polar Basin forms K. Stephensen, 1932). Многие из них типично абиссальные, не встречающиеся на континентальном плато (*Mesidothea megalura*, некоторые виды *Nannoniscus* из изопод; *Haliragas abyssi*, *Harpinia abyssi*, *Onisimus sextoni*, *O. leucopis*, *Centromedon typhlops* и др. из амфипод), другие же, заселяя по преимуществу абиссаль Полярного бассейна, поднимаются и на континентальное плато, распространяясь по дну глубоких жолобов и выходя в условиях Карского моря на глубины до 150 м (*Eurycope hanseni*, *Gnathia stygia*, *Katianira* из изопод, *Halirages quadridentatus*, *Rhachotropis lomonosovi*, *Amathillopsis spinigera*, *Eusirus holmi* из амфипод). Характерно, что глубины Гренландского моря и глубины собственно Полярного бассейна (в узком смысле) заселены в основе одной и той же эндемичной высокоарктической глубоководной фауной. За пределы Арктической области эти виды не выходят. Предел их распространения в Атлантику ставит порог Вильяма Томсона и порог Holsteinsborg-Cap Walsingham в Дэвисовом проливе; преградой на пути распространения этих форм в Тихий океан служат мелководья Чукотского моря и северной части Берингова моря. Фауна глубин Полярного бассейна оригинальна; при сравнении ее с абиссальной фауной Атлантики выступает резкая разница не только в видах, но и в родах. Типично абиссальные атлантические роды *Trichisostoma*, *Euonyx*, *Metacyphocaris*, *Paracyphocaris* и др. не имеют своих представителей в абиссали Полярного бассейна. С другой стороны, арктические роды, например, *Halirages*, не представлены в абиссали Атлантики. Отсюда следует, что порог В. Томсона отделяет друг от друга две совершенно различные абиссальные фауны, относящиеся к двум разным зоогеографическим областям.

Вторая группа автохтонов Арктики — это солоноватоводные реликты; к ним относятся солоноватоводные формы родов *Onisimus*, *Pseudalibrotus*, *Acanthostepheia*, *Monoculodes*, *Gammaracanthus*, *Pontoporeia*, *Oediceros* (*Amphipoda*) и *Mesidothea* (*Isopoda*), заселяющие эстуарии крупных сибирских рек и рек Белого моря, Чешской губы и устье Печоры. Характерно, что эти виды обитают только в восточном секторе Арктики. Вне этого района сохранились лишь пресноводные формы некоторых из этих родов в ледниковых озерах, тогда как в эстуариях Баренцова моря и Норвегии они отсутствуют.

К автохтонам Арктики относится также и подавляющее большинство арктическо-бореальных форм. Благодаря своей эврибионтности они мало зависят от распределения глубин и температур и поэтому равномерно заселяют всю Арктику. Будучи здесь циркумполярными, они в то же время далеко спускаются к югу в бореальную область как на западе, так и на востоке — в Атлантическом океане до южных берегов Норвегии и Немецкого моря, в Тихом океане до Японского моря включительно. Примерами арктическо-бореальных форм среди амфипод будут *Anonyx nugax*, *Tmetonyx cicada*, *Stegocephalus inflatus*, *Ampelisca eschrichti*, *A. macrocephala*, *Haploops tubicola*, *Rhachotropis aculeata* и др., из изопод *Gnathia elongata*. Характерно, что, выходя за пределы Арктики в бореальную область, эти формы опускаются на бо́льшие глубины и мельчают. В Атлантике проникновение арктических видов идет по обоим берегам, по американскому до Нью-Фаундленда вместе с Лабрадорским течением, вдоль европейского берега по Норвежскому жолобу до датских вод. В Тихом океане распространение арктических форм идет только вдоль азиатского побережья, тогда как у берегов Америки они отсутствуют. В Японском море *Anonyx nugax* летом обычно держится ниже термоклина в холодных слоях воды, но зимою, с охлаждением поверхностных слоев, мигрирует в прибрежную область, в массовых количествах появляясь на глубине 1—0.5 м. Холодолюбивость этих форм и локализация их в бореальной области лишь в местах прохождения арктических течений и на дне жолобов, соединенных с глубинами арктических морей, дают нам основание считать группу видов, имеющих арктическо-бореальное распространение, по происхождению арктической.

Все перечисленные группы автохтонов Арктики составляют основное ядро арктической фауны, по распространению которой в основном и устанавливаются

границы Арктической области. Эти границы однако установить чрезвычайно трудно, так как в современное время существует двусторонний обмен фаунами между Арктикой и северными частями Атлантического и Тихого океанов. Не только многие арктические виды по жолобам и осям холодных течений проходят за пределы Арктики в бореальную область, но и бореальные североатлантические и тихоокеанские формы распространяются в Арктику. Эти чуждые Арктике аллохтонные элементы примешиваются к основному ядру автохтонов и создают специфический облик фауны в различных районах области. Из аллохтонных элементов разберем прежде всего иммигрантов атлантической фауны.

По времени проникновения в Арктику мы различаем две основные группы атлантических иммигрантов: 1) современные послеледниковые иммигранты и 2) реликты теплого атлантического периода, реликты Литоринового моря. Современные иммигранты проникают в Арктику вместе с теплыми атлантическими водами. Весь юго-западный район Баренцова моря и глубины Дэвисова пролива заселены по преимуществу атлантической фауной. Здесь бореальная фауна вытесняет высокоарктические элементы нацело, а арктическо-бореальные формы находятся в угнетенном состоянии (измельчание). Можно проследить пути распространения атлантической фауны в Арктику (Е. Гурьянова, 1934). Эти пути и глубина проникновения атлантической фауны в Арктическую область тесно связаны с экологией вида. Так, глубоководные атлантические формы получают возможность заселить глубины Дэвисова пролива, так как сюда направляются воды течения Ирмингера, создающие температуру до + 2° на глубине в 3000—4000 м. Абиссальные атлантические амфиподы и изоподы могли заселить Дэвисов пролив беспрепятственно, ибо глубины его непосредственно связаны с глубинами Атлантики и здесь нет никакого подводного хребта, подобного порогу В. Томсона или порогу Holsteinsborg. Однако на глубины Гренландского моря и Полярного бассейна настоящие абиссальные атлантические формы проникнуть не могут, так как порог В. Томсона преграждает им путь. Только немногие батипелагические формы (например, *Eurythenes gryllus*, *Cyphocaris anonyx*), способные подниматься в толще воды до глубины 600—500 м, берут этот барьер и появляются в абиссали Полярного бассейна. Иначе обстоит дело с формами континентального плато и прибрежными бореальными видами. Так, многие тепловодные прибрежные формы, основной ареал обитания которых — Немецкое море, побережье Западной Европы, Средиземное море и Сенегал, например, виды *Urothoe* и *Amphilochus* из амфипод и виды рода *Idothea* из изопод, вместе с атлантическим течением расселяются по норвежскому побережью, проходят в Баренцово море и входят в состав прибрежной фауны Кольского залива и мурманского побережья. Крайняя восточная граница проникновения этих форм в Арктику лежит на меридиане Святого Носа у входа в Белое море. Распространяясь на северо-восток, эта типично бореальная прибрежная фауна ракообразных постепенно обедняется и совершенно затухает у Белого моря. Так, у побережья западного Мурмана живут 5 видов *Idothea*, в Кольском заливе остаются уже только 3 вида, а у Святого Носа (становище Иоканга) только 1 вид (*I. granulosa*), который дальше на восток также не распространяется. На карте 1 (Е. Гурьянова, 1933, стр. 459) ясно видно это постепенное выпадение бореальных видов из состава фауны Баренцова моря. Более глубоководные, сублиторальные формы, основной ареал обитания которых — берега Норвегии, Исландии, Великобритании, Ламанш и Немецкое море, заселяют юго-западный незамерзающий район Баренцова моря, придавая ему бореальный характер и вытесняя элементы высокоарктической фауны. Некоторые виды, как, например, *Tryphosa hörringi*, *Eurystheus maculatus*, *Ischyrocerus commensalis*, *Corophium bonelli* из амфипод, *Munna fabricii*, *Pleurogonium spinosissimum* из изопод проходят еще дальше на восток и встречаются в Карском море. Для большинства сублиторальных бореальных северо-атлантических форм граница их распространения в Арктике совпадает с границей Субарктической области, устанавливаемой К. М. Дерюгиным (К. Дерюгин, 1924). Так же, как и для форм высокоарктических, эта граница



Фиг. 2. Пути проникновения атлантической и тихоокеанской фауны в Арктику и глубоководных форм Полярного бассейна на континентальное платолии.

не является постоянной, а перемещается вместе с перемещением линии полярного фронта в связи с пульсациями Гольфстрима. Так, в годы сильного напора атлантических вод на Кольском меридиане появляются такие южные формы, как *Erichtonius brasiliensis*, *Macra loveni*, *Harpinia antennaria Neohela monstrosa*. В годы ослабления деятельности Гольфстрима эти формы отступают на юго-запад и заменяются высокоарктическими элементами (Е. Гурьянова, 1928, 1934). Исключительный интерес представляет распространение в Арктике форм края континентального плато Северной Атлантики. Имея центром развития северную часть Атлантического океана, эти виды проходят через порог В. Томсона на глубинах 600—500 м и распространяются к северу по норвежской континентали, омываемой атлантическим течением. Распространяясь на север, они доходят по склону континентального плато до Финмаркена и частично проникают в Баренцово море по дну глубокого жолоба, через который в Баренцово море вливаются воды Нордкапского течения. Однако, благодаря мелководности Баренцова моря, это проникновение более или менее глубоководных северо-атлантических форм в Баренцово море быстро затухает и не доходит до Кольского меридиана. Основная масса этих видов (*Pardalisca abyssi*, *Neohela monstrosa*, *Andaniexis abyssi*, *Ambasia atlantica* и др. из амфипод, *Eurycope producta*, *Calathura brachiata* из изопод) распространяется вдоль склона континентального плато, вместе с западно-шпицбергенским течением, прямо на север, огибает с севера Шпицберген, Землю Франца-Иосифа и Северную Землю и по склонам жолобов св. Анны и капитана Воронина проходит в Карское море, проникая вдоль Новоземельского жолоба даже в его южную часть, а по жолобу северной части моря Лаптевых до пролива Шокальского (Е. Гурьянова, 1934). Таким образом, атлантическая фауна, пользуясь как дорогами теплыми течениями и глубокими жолобами, могла в послеледниковое время проникнуть в глубь

Арктической области, в самый ее центр, каким являются моря Карское и Лаптевых (фиг. 2).

Вторая группа атлантических по происхождению форм — реликты литоринового времени — представлена в группе амфипод и изопод очень слабо. Единственным представителем их служит *Apherusa jurinei*, сохранившаяся в Белом море и приспособившаяся к наполовину высокоарктическим условиям существования (К. Дерюгин, 1928). Вероятно, впрочем, что миграционный путь атлантических форм в Арктику, указанный нами выше, существует также со времен Литоринового моря. Главная масса атлантических иммигрантов заселяет только западный сектор Арктики и лишь незначительная часть их проникает на восток от Новой Земли. На пути своего распространения в Арктику атлантические иммигранты встречают ряд барьеров в виде подводных хребтов (порог В. Томсона, порог Holsteinsborg), мелководий (плато Баренцова моря) и островов (Новая Земля, Вайгач). По мере продвижения на восток влияние атлантической фауны на арктическую постепенно ослабевает и быстро затухает в Карском море. Поэтому в наиболее чистом виде автохтонная высокоарктическая фауна ракообразных представлена в Карском и море Лаптевых. Очень большая примесь атлантических форм, вытесняющих высокоарктические элементы в западном секторе Арктики, придает бореальный характер его фауне. Резко выраженная граница между высокоарктической автохтонной фауной восточного сектора Арктики и смешанной субарктического типа фауной западного сектора проходит вдоль восточного побережья Новой Земли и Вайгача.

Заметное влияние, но выраженное слабее, на фауну Полярного бассейна оказывает и Тихий океан. Чукотское море заселено многими видами тихоокеанской бореальной фауны; арктические виды амфипод и изопод, добытые в Чукотском море, относятся к эврибионтным арктическо-бореальным, все остальные формы — представители тихоокеанских бореальных родов (*Nototropis*, *Pontogeneia*, *Metopelloides*, *Pontharpinia* из амфипод, *Synidothea*, *Arcturus*, *Pleuroprion* из изопод). Хотя тихоокеанских иммигрантов в Чукотском море много, но все же массовые арктические формы создают общий фон фауны ракообразных. Влияние тихоокеанской фауны сказывается и на более отдаленных районах Арктики. Так, главная масса тихоокеанских форм распространяется в Полярном бассейне на восток вдоль арктического побережья Северной Америки в море Бофора и доходит до берегов Лабрадора и Западной Гренландии. Часть этих видов в условиях Гренландского моря опускается на глубины и входит в состав его абиссальной фауны (*Arcturus*, *Pleuroprion*), часть спускается вдоль берегов Лабрадора и доходит до Нью-Фаундленда (*Jassa*, *Metopelloides*, *Ericthonius tolli*). Этот путь давно уже известен и прослежен для многих групп беспозвоночных. Однако среди амфипод и изопод известны случаи распространения и на запад вдоль сибирского побережья. Характерно, что миграционный путь тихоокеанских форм в Арктику проходит у восточных берегов Берингова моря, в противоположность миграционному пути арктических форм в Тихий океан, который лежит у азиатских берегов. Пройдя через Берингов пролив, некоторые из тихоокеанских иммигрантов (*Synidothea*, *Lembos*, *Ericthonius*) из Чукотского моря распространяются вдоль берегов по обоим направлениям: как на восток, так и на запад. Все эти формы мелководны и эврихалинны и, распространяясь на запад, доходят до берегов Новой Земли и даже восточной части Баренцова моря (фиг. 2). Для этих форм характерно также почти циркумполярное распространение с резко выраженным хиатусом в области между Гренландией и Печорским районом Баренцова моря. При этом наблюдается расщепление имеющих такое распространение в Арктике тихоокеанских видов на ряд географических рас. Такого рода ряд географических рас образует, например, *Synidothea nodulosa*, причем наиболее далеко стоящие друг от друга таксономически крайние звенья незамкнутой цепи рас этого вида образуют гренландская и шпицбергенская расы. Кроме этой группы тихоокеанских иммигрантов, имеющих непрерывный ареал обитания в Тихом океане и в Арктической области, в Арктике имеется другая группа тихоокеанских

видов, имеющая разорванный ареал. Это — амфибореальные формы в смысле Л. С. Берга, сохранившиеся в виде плиоценовых реликтов у берегов Западной Гренландии (*Paratryphosites abyssi*, *Anonyx affinis*, *Monoculodes crassirostris* из амфипод и *Rocinella maculata* и *Syscenus infelix* из изопод). Если первая группа тихоокеанских иммигрантов, имеющая непрерывный ареал обитания, эврибионтна и выносит широкие колебания температуры, то вторая группа, амфибореальные формы, гораздо более стенобионтна и тепловодна. Будучи широко распространенными в северной части Тихого океана (от Желтого моря через Японское море до юго-восточной части Охотского моря у азиатского побережья и от Калифорнии до берегов Аляски включительно, у берегов Америки), они локализированы в Чукотском море и у берегов Западной и Южной Гренландии. Нигде в других частях Арктической области они не найдены, и можно с уверенностью сказать (по крайней мере для *Rocinella* и *Syscenus*), что и не будут найдены. Присутствие этих форм в реликтовом состоянии в западном секторе Арктики у берегов Гренландии прекрасно объясняется плиоценовыми миграциями тихоокеанской фауны в Северную Атлантику через Полярный бассейн (Л. Берг, 1934; Soot-Rayen, 1932). Пути распространения (миграционные пути) атлантических и тихоокеанских форм в Арктику и абиссальных форм Полярного бассейна на континентальное плато сибирских морей показаны на фиг. 3.

Рассматривая основное ядро арктической фауны (автохтонов и эндемиков), мы уже указывали, что центр ее развития лежит в области Карского моря и моря Лаптевых. Здесь арктическая фауна представлена наиболее богато, здесь имеются почти в полном составе виды эндемичных арктических родов, здесь имеется ряд форм, эндемичных только для этих морей (например, *Monoculodes hanseni*, *Tryphosa rusanovi*, *Pardaliscella lavrovi* и др.), отсюда шло по всем направлениям расселение арктических видов.

Проводниками высокоарктических видов в западный, бореальный по характеру состава фауны, район Баренцова моря служат языки холодных вод, вклинивающиеся с северо-востока между ветвями нордкапского течения (см. карты 1 и 2, Е. Гурьянова, 1933, стр. 459). Здесь, на Кольском меридиане, наблюдается ярко выраженная борьба за новые ареалы между тепловодной атлантической и холодноводной арктической фаунами, связанная с пульсациями Гольфстрима. В «теплые» годы на Арктику наступают бореальные формы, и на Кольском меридиане появляются такие виды, как *Maera loveni*, *Ericthonius brasiliensis*, *Neohela monstrosa*, *Harpinia antennaria*, а высокоарктические виды отступают на северо-восток. В «холодные» годы на этом меридиане появляются высокоарктические *Munnopsurus giganteus*, *Acanthostepheia malmgreni*, *Rozinante fragilis*, *Mesidothea sabini*, а бореальные формы оттесняются на юго-запад. Главный же миграционный путь арктических автохтонов в Северную Атлантику проходит вдоль свала континентальной ступени по восточному склону Скандской впадины (глубины Гренландского и Норвежского морей между порогами В. Томсона и Фр. Нансена) и по дну Фарерского канала и Норвежского жолоба вплоть до Богуслена. Кроме того, мелководные арктические автохтоны частично распространяются вместе с водами холодного восточно-гренландского течения до фиордов Южной Гренландии. Особенно велико проникновение высокоарктических форм в Баффинов залив через мелководный пролив Смита. Отсюда они проходят по континентали Западной Гренландии также до ее южной оконечности. Значительное количество высокоарктических форм, вместе с тихоокеанскими иммигрантами, распространяясь, очевидно, через проливы Канадского архипелага, заходит в Гудзонов залив (см. списки по работе C. Shoemaker, 1926), доходит до залива Лаврентия, и часть их, наиболее эврибионтная, спускается южнее Нью-Фаундленда. Абиссальная фауна Полярного бассейна заселила сравнительно недавно возникшую Скандскую впадину (по De Geer, эта впадина образовалась на границе третичной и четвертичной эпох); сюда же дала своих представителей и фауна континентальной ступени высокой Арктики, загнанных на глубины условиями ледникового периода (опреснение), например, *Mesidothea megalura*, *Onisimus leucopis*, *O. turgidus* (сопоставление данных «Ingolf» и «Садко», 1935). Аркти-

ческие автохтоны распространялись и на восток от центра своего развития вдоль сибирского побережья, спускаясь к югу в Бореальную область Тихого океана. Однако лишь немногие из автохтонов Арктики могут пройти на восток через громадный фильтр, который образует на их пути море Лаптевых, благодаря значительному опреснению и сезонным колебаниям температуры в его южной мелководной части. Только эврибионтные *Mesidothea sabini robusta*, *Rozinante fragilis*, *Socarnes bidenticulatus* и арктическо-бореальные виды родов *Anonyx*, *Stegocephalus*, *Haploops*, *Ampelisca*, *Rhachotropis* и др. были в состоянии взять этот барьер и расселиться по всему сибирскому мелководью вплоть до Берингова пролива. Так как северная часть Берингова моря и азиатское побережье Северной Пацифики характеризуются холодноводностью, арктическо-бореальные представители автохтонов Арктики распространились вдоль берегов Азии далеко на юг, до Японского моря включительно. Проникновение арктических форм в Тихий океан, так же, как и при распространении в Атлантику, сопровождается уменьшением в размерах тела и явлением субмергенции. В Японском море все они заселяют глубокие более холодные слои воды и лишь зимой поднимаются в прибрежные районы (зимние миграции *Anonyx nugax* и *Socarnes bidenticulatus* до глубины 0.5 м). Таковы пути распространения арктических автохтонов из центра их развития в Атлантический и Тихий океаны в современную послеледниковую эпоху (фиг. 3).

Если центр развития высокоарктической фауны, из которого шло распространение этой фауны в Атлантику и в Тихий океан, лежит в области современных морей Карского и Лаптевых, то где же лежит центр происхождения современной арктической фауны и когда она сформировалась? На этот вопрос дает ответ анализ основного ядра фауны Арктики, анализ эндемиков этой области.



Фиг. 3. Пути проникновения арктической фауны в Бореальную область Атлантического и Тихого океанов

Анализ родового состава фауны таких относительно мало подвижных групп ракообразных, как *Amphipoda* и *Isopoda*, приводит нас к выводу, что корни этой фауны лежат не только в северной части Тихого океана, как думает Sv. Ekman, но по преимуществу в самом арктическом бассейне, с древнейших времен существовавшем на месте современного Полярного бассейна. По геологическим данным с конца мезозоя непрерывно существует морской бассейн к северу от атлантического материкового щита (или континентальной массы). На палеогеографических картах Арльдта для всех геологических эпох с юрского периода показан морской бассейн. Следовательно, до плиоцена, до массовой миграции тихоокеанской фауны в Арктику, в Арктическом бассейне должна была существовать уже сложившаяся морская фауна. Именно в этом бассейне и образовались характернейшие эндемичные высокоарктические сейчас роды *Onisimus*, *Pseudalibrotus*, *Acanthostepheia*, *Mesidothea*. Трудно представить себе, чтобы из плиоценовой тихоокеанской фауны в течение ледникового периода могли возникнуть эндемичные арктические роды, возраст их должен быть более древний.

Сильные изменения условий существования, которым подвергся Арктический бассейн в ледниковый период, обусловили, повидимому, изменение видового облика фауны, произведя отбор наиболее холодноводных форм и вызвав образование новых видов, подвидов и более мелких таксономических единиц, приспособившихся к новым условиям существования. Обмен фаунами с соседними морскими бассейнами и, в частности, заселение Арктики в плиоцене сравнительно тепловодной северо-тихоокеанской фауной (Л. Берг, 1934; Soot-Rayen, 1932) выразились, вероятно, в основном в обогащении автохтонной древней фауны Арктического бассейна представителями других родов. Так, из Тихого океана Арктика получила представителей родов *Pleustes*, *Protomedeia*, *Ericthonius*, *Lembos*, *Synidothea*, *Arcturus*, *Pleuroprion*, *Rocinella* и др. Нам представляется, что в плиоцене фауна Арктического (только в географическом, но не климатическом смысле) бассейна состояла из двух разных по своему происхождению элементов, т. е. из автохтонов Арктики и северо-тихоокеанских иммигрантов. Миграции тихоокеанской фауны в Арктику, а затем и в Северную Атлантику в плиоцене достигли настолько большого размера, что образовалась единая фауна морей северного полушария, заселявшая всю Арктику и северные части Тихого и Атлантического океанов (Sv. Ekman, 1935). Остатки этой фауны в Арктической области сохранились в реликтовом состоянии у берегов Западной и Южной Гренландии (*Rocinella maculata*, *Syscenus infelix*, *Arcturus baffini*, *Pleuroprion hystrix*); этот район не подвергался, повидимому, опреснению в ледниковый период, так как лежит к югу от порога В. Томсона и порога Holsteinsborg-Cap Walsingham; здесь сохранился, например, как плиоценовый реликт тихоокеанский морской еж (*Echinarachnius parma*); иглокожие неспособны переносить опреснение, и существование колонии реликтовых *Echinarachnius* у Западной Гренландии показывает, что в этом районе значительных понижений солености не было. Наступивший ледниковый период вызвал отмирание умеренно-тепловодной фауны и формирование современной высокоарктической холодноводной фауны Полярного бассейна из смешанной плиоценовой фауны арктического моря. Следовательно, современная высокоарктическая фауна — молодая, сложившаяся в ледниковое время, под влиянием сильных климатических изменений из древней арктической и плиоценовой тихоокеанской фаун. Мы можем наметить остатки этих двух фаун, сохранившиеся среди эндемичной арктической фауны в Полярном бассейне и по сие время. Арктические виды родов, эндемичных для Арктики, и родов *Halirages*, *Ischyrocerus*, *Rhachotropis*, *Munnopsurus*, *Eurycope* развились в результате ледникового периода из остатков древней арктической фауны; современные арктические виды родов *Ericthonius*, *Protomedeia*, *Pleustes*, *Monoculodes*, *Metopella* — из плиоценовой тихоокеанской фауны. Что это так, в этом нас убеждает распределение современных видов всех этих родов в морях северного полушария. Первая группа родов представлена наиболее богато в Арктике и очень бедна видами в северных частях

Атлантики и Тихого океана, вторая группа характеризуется большим числом видов в Тихом океане и бедностью представителей в Арктике (табл. 1).

В течение ледникового периода двоякая по своему происхождению плиоценовая фауна Арктического бассейна подверглась жесткому отбору и сильной переработке. Резкое ухудшение климата и изоляция Арктического бассейна от Тихого и Атлантического океанов создали совершенно иные условия существования в нем и обусловили быстрое эволюционирование фауны в целом, вызвав отмирание в одних и интенсивное видообразование в других частях этой фауны. О путях этой эволюции и направлениях в приспособлении выживающих остатков фауны к наступившим новым условиям мы можем судить, главным образом, только по отношению к фауне континентального плато, так как по абиссали Полярного бассейна мы имеем слишком мало данных. Эволюция фауны континентали Арктики шла, повидимому, в основном по двум линиям: 1) выработка глубоководных форм, спасающихся от опреснения на глубины, и 2) выработка фауны солоноватоводной, способной переносить сильное опреснение. Уже давно существование особой солоноватоводной фауны, заселяющей эстуарии крупных сибирских рек, общей с остатками солоноватоводной фауны Иольдиева моря, сохранившимися в Балтийском и Белом морях и в ледниковых озерах Северной Европы, заставляло рассматривать фауну эстуариев Арктики как остатки крупного единого солоноватоводного бассейна, типа Иольдиева моря, распространявшегося в ледниковый период вдоль сибирского побережья (Е. Гурьянова, 1933). [Л. Зенкевич (1934) для объяснения происхождения арктических элементов пресноводной фауны Северной Евразии выдвигает гипотезу «солевых пульсаций» в Полярном бассейне, связанных с изоляцией его от мирового океана и обилием притока пресных вод в ледниковый период.] Краевые части Полярного бассейна проходили неоднократно фазы сильного опреснения, чередующиеся с фазами нового осолонения. Это чередование опреснения и осолонения, к которым, изменяясь, приспособлялись арктические автохтоны, вызвало расщепление форм континентальной ступени на ряд видов и подвидов, из которых одни, превращаясь в солоноватоводные, получали возможность не только сохраняться в районе своего возникновения, но и проникать по рекам в глубь материка, отщепляя, в свою очередь, пресноводные формы; другие же были вынуждены спасаться на глубины и там давали начало глубоководным формам. Фауна ракообразных сибирского побережья таким образом прекрасно иллюстрирует идею Л. Зенкевича о ступенчатом проталкивании морских форм в пресные воды солевыми пульсациями Полярного бассейна. С этой точки зрения исключительный интерес представляет существование экологических рядов видов, связанных с различными степенями солености. В Арктике такие ряды видов мы имеем у 12 родов высших ракообразных; одни из них обладают длинным рядом, и отдельные звенья этого ряда хорошо укладываются по убывающей солености, другие с короткими рядами, и отношения отдельных членов этого ряда к степеням солености недостаточно ясны. В табл. 2 приведены эти экологические ряды для всех 12 родов.

Таблица 1

Распределение числа видов различных родов по морям Северного полушария

	Число видов в Арктике	Число видов в Северной Атлантике	Число видов в Северном Тихом океане
Pseudalibrotus	4	1	—
Onisimus	13	3	1
Acanthostepheia	3	—	1
Halirages	6	—	2
Ischyrocerus	14	5	9
Rhachotropis	6	9	5
Mesidothea	4	—	1
Eurycope	16	8	2
Ericthonius	4	4	8
Pleustes	3	1	5
Protomedeia	2	1	5
Metopella	3	—	5
Monoculodes	11	12	15
Amphitoe	1	4	15
Synidothea	3	1	18
Arcturus	1	1	16

Таблица 2

Table 2

Экологические ряды высокоарктических *Crustacea*

Ecological rows of species of several high-arctic species of Crustacea

Глубоководные виды Abyssal species	Мелководные виды Shallow-water species			
	При норм. соленостях Normal marine salinity	При пониж. соленостях Low salinity	Солоноватые воды Brakish-water	Пресные воды Fresh-water
Mesidothea megalura G. Sars	*M. sabini* Kr. *sabini* Gurjan.	*M. sabinis* Kr. *robusta* Gurjan. *M. sibirica* (Birula)	*M. entomon* L. *glacialis* Gur. *M. entomon* L. *entomon* Gurjan.	*M. entomon* L. *vetterensis* Ekm. *M. entomon* (L.) *glacialis* Gurjan. *caspius* G. Sars
Onisimus sextoni Chevreux *O. turgidus* G. Sars *O. leucopis* G. Sars	*O. brevicaudatus* Hans. *O. caricus* Hans. *O. dubius* Schell. *O. edwardsi* Kr. *O. derjugini* Gurjan. *O. sibiricus* Brügg. *O. plautus* Kr. *O. normani* G. Sars	*O. affinis* Hansen. *O. dubius* Schell. *O. sibiricus* Brügg.	*O. botkini* Birula	
	Pseudalibrotus glacialis G. Sars *P. nanseni* G. Sars	*Ps. litoralis* Kr.	*Ps. caspius* Grimm *birulai* Gurjan.	В солоноватых контин. водах *P. caspius* Grimm *Ps. platycerus* G. Sars
	Acanthostepheia malmgreni Goes	*A. behringiensis* Lock.	*A. incarinata* Gurjan.	
	Aceroides latipes G. Sars	*A. latipes* G. Sars *robusta* Gurjan.		
	Oediceros saginatus Kr. *O. borealis* Boeck		*O. minor* Gurjan.	
Paroediceros macrocheir G. Sars	*P. lynceus* M. Sars *P. propinquus* Goes	*P. intermedius* Stebb.		
Monoculodes coecus Gurjan.	*M. longirostris* Goes *M. borealis* Boeck	*M. borealis* Boeck *M. schneideri* G. Sars *M. hanseni* Stebb.	*M. minutus* Gurjan.	
	Weyprechtia pinguis Kr.	*W. heuglini* Boeck		

(Продолжение)

Глубоководные виды Abyssal species	Мелководные виды Shallow-water species			
	При норм. соленостях Normal marine salinity	При пониж. соленостях Low salinity	Солоноватые воды Brakish-water	Пресные воды Fresh-water
		Gammaracanthus loricatus Sab. *loricatus*	*G. loricatus* Sab. nov. ssp.	*G. loricatus* Sab. *lacustris* G. Sars *G. loricatus* Sab. *caspius* G. Sars
	Gammarus locusta L. *G. setosa* Dem.	*G. wilkitzkii* Birula *G. setosa* Dem.	*G. wilkitzkii* Birula. *G. duebeni* Lilljeb. *G. zaddachi* Sext.	
	Pontoporeia femorata Kr.	*Pont. femorata* Kr. *P. sinuata* Ekm. (Белое море)	*P. affinis* Lindstr. *P. sinuata* Ekm. *P. weltneri* Ekm. (Балтика)	*P. affinis* Lindst. *affinis*

Характерно, что все звенья этой цепи видов, от типично морских стеногалинных видов до пресноводных, одновременно существуют в одном и том же бассейне (Карское море и море Лаптевых). Это указывает на то, что формирование современной арктической фауны, сопровождавшееся расщеплением автохтонных родов на виды различной степени солоноватоводности и глубоководные, происходило именно здесь и что, следовательно, область Карского моря и моря Лаптевых — не только центр развития, но и центр происхождения современной молодой (ледникового периода) высокоарктической фауны континентального плато.

На этом основании можно думать, что северные части морей Карского и Лаптевых во время ледникового периода продолжали существовать как морской бассейн, в котором шло формирование современной высокоарктической фауны. В это время *Mesidothea entomon glacialis*, *Pseudalibrotus* и другие арктические ракообразные Каспийского моря попали в Каспий. С последующим нарушением связи между Сибирским и Каспийским морями эти формы остались в Каспии как реликты и, приспособляясь к специфически солевым условиям, образовали современные каспийские формы *Mesidothea* и *Pseudalibrotus*, уже уклонившиеся от исходных ледовитоморских видов по крайней мере до степени подвидов. Надо думать, что пути проникновения арктической фауны в Каспийское море лежали к востоку от Урала. Е. Гурьянова (1933), К. Кесслер (1874), А. Бируля (1899), Л. Берг (1928) считают что путь этот был пресноводным (бифуркация рек), но присутствие в Каспии *Pseudalibrotus*, которые никогда не встречаются в совершенно пресной воде, говорит за то, что путь этот должен был быть солоноватоводным (серия озер лагунного типа?). Правда, и в настоящее время нередко наблюдается проникновение *Mesidothea entomon* далеко вверх по рекам, повидимому, вместе с рыбами, к коже которых они цепляются; например, вместе с корюшкой в Неве всегда вылавливается балтийский таракан, занесенный сюда, очевидно, из Финского залива (в Ладожском озере другой подвид *M. entomon vetterensis*). По Лене *M. entomon glacialis* поднимается до Якутска (А. Бируля, 1899); по Индигирке встречен на 2500 км от устья (сборы Н. Михеля), по притокам Енисея в Туруханском крае; однако все экземпляры из этих мест отличаются мелкими размерами, и мне ни разу не приходилось видеть самок с яйцами или молодью. Вероятно, *Mesidothea*

entomon glacialis хотя и может жить в пресной воде, но вряд ли способен в ней к размножению.

На западе солоноватоводный бассейн сибирского побережья имел связь с Иольдиевым морем и дал там представителей своей фауны. Так как Иольдиево море затем сокращается в размерах, прекращается и связь его с Сибирским бассейном. *M. entomon*, попавшая сюда с востока, начинает под влиянием все увеличивающегося опреснения уклоняться и дает подвид *M. entomon entomon*, общий для Балтийского и Белого морей. С прекращением связи между этими последними бассейнами происходит дальнейшее расщепление этой формы, приведшее к образованию двух более мелких таксономических единиц — балтийского *M. entomon entomon* и беломорского *M. entomon entomon* f. *septentrionalis* (E. Gurjanova, 1933). В оставшихся отдельных участках солоноватоводного бассейна на месте шведских озер и Ладожского озера *M. entomon* подвергается действию полного опреснения, которое приводит к образованию в современных ледниковых озерах чисто пресноводного подвида *M. entomon vetterensis*. Аналогичные рассуждения полностью приложимы к родам *Gammaracanthus* и *Pontoporeia*. В устьях сибирских рек сохранились солоноватоводные подвиды *Gammaracanthus loricatus* Sab. nov. subsp. и *Pontoporeia affinis gurjanovae* (А. Бируля, 1937); в пресных озерах пресноводные подвиды *G. loricatus lacustris* G. Sars и *Pontoporeia affinis affinis*. С этой точки зрения высокий интерес представляет детальное изучение каспийских представителей этих родов и их родственных связей с сибирскими, балтийскими, беломорскими и пресноводными формами. Формы, подобные *Acanthostepheia*, *Monoculodes*, *Oediceros*, *Pseudalibrotus*, не могли приспособиться к полному опреснению и отсутствуют в Балтике и ледниковых озерах. Только в Каспии, не проходившем через фазу полного опреснения, проникший туда полупелагический *Pseudalibrotus* дал свои две формы (*Ps. caspius* от *Ps. caspius birulai* и *Ps. platycerus* от *Ps. nanseni*). Опреснение, захватывающее краевые участки Полярного бассейна, способствовало не только выработке солоноватоводных и пресноводных форм из автохтонов Арктики, но многих из них заставляло уходить на глубины, где в новых условиях отщепляются глубоководные формы. Вытесненная за пределы континентального плато морская фауна с последующим осолонением сибирской континентали снова вернулась на мелководья, сохранив способность к жизни в более глубоких зонах. Отсюда, возможно, — широко развитая у арктических форм способность к субмергенции, позволившая им заселить глубины Скандской впадины и Японского моря, при распространении на восток и на запад от центра своего возникновения. Смена фаз опреснения фазами осолонения в Сибирском бассейне вызвана неоднократным прорывом атлантических вод в Арктику в области сухопутного моста между Гренландией и Северной Европой; уже в третичное время этот мост неоднократно покрывался морем, и Арктический бассейн соединялся с Атлантическим океаном, вернее с Тетис-морем (Arldt, 1919). По Jehring (1927), сухопутный мост Гренландия — Исландия — Европа существовал, а в плиоцене его уже не было. Данные Davies (1930) также указывают то на поднятие, то на погружение различных частей этого моста, т. е. с определенностью уже указывается на осцилляции в третичное время морского дна в области порога В. Томсона. Эти осцилляции продолжаются и во время ледникового периода, и с ними связаны изменения солености в краевых частях Полярного бассейна. Опреснение наступало в связи с таянием ледников и одновременной изоляцией Полярного бассейна от мирового океана; осолонение наступало с прорывом атлантических вод в Арктику.

Значительное осолонение Полярного бассейна было в период великой межледниковой бореальной трансгрессии, вызвавшей в то же время, в связи с прорывом гольфстримных вод в Арктику, и сильное потепление. Палеонтологические данные указывают на то, что тепловодная атлантическая фауна заселила в это время западный сектор Арктики (например, в отложениях на берегах Белого моря М. А. Лаврова нашла *Nassa reticulata*, *Cardium rusticum* и др.). Холодноводная арктическая фауна должна была отступить в высокие широты и частично опуститься на глубины. Возможно, что опускание многих арктических форм

континентальной ступени в абиссаль Гренландского моря (Е. Гурьянова, *Amphipoda* и *Isopoda* Полярного бассейна, по материалам экспедиции «Садко», 1935, in litteris) было вызвано главным образом этим потеплением. Осолонение Сибирского бассейна в межледниковую эпоху, возможно, также загнало первую порцию арктических форм в эстуарии и в пресные воды. Наступившее затем новое оледенение погубило тепловодную атлантическую фауну бореальной трансгрессии и снова позволило холодноводной арктической фауне расселиться по всему Полярному бассейну. Снова наступает постепенное опреснение краевых частей Полярного бассейна и продолжается выработка солоноватоводной высокоарктической фауны.

Прорыв теплых соленых атлантических вод в Арктику в атлантический период (литориновое время) уничтожает высокоарктическую фауну в районе между Гренландией и Новой Землей. Атлантическая бореальная фауна оттесняет арктическую на север и восток и расселяется по Норвежскому и Баренцову морям, захватывая и область Белого моря (К. Дерюгин, 1928). Н. Книпович (N. Knipowitsch, 1900) связывает потепления и похолодания климата в Арктике с осцилляциями в области порога В. Томсона и Баренцова моря. С опусканием дна бóльшие массы теплой атлантической воды вливаются в Арктический бассейн и вызывают потепление; поднятия дна уменьшают приток этих вод, и наступает похолодание. С регрессией Литоринового моря влияние Атлантики на Арктику значительно ослабляется, атлантическая фауна оттесняется на запад и на юг, оставляя тепловодных реликтов в Белом море (например, *Apherusa jurinii*; К. Дерюгин, 1928), а высокоарктическая фауна снова получает возможность распространяться на запад от Новой Земли. Поэтому мы имеем в распространении высокоарктических автохтонов континентального плато резко выраженный хиатус в географическом распространении между берегами Гренландии и Новой Земли и полное отсутствие в западном секторе Арктики солоноватоводных элементов *Mesidothea*, *Gammaracanthus*, *Pontoporeia* и *Onisimus*. Здесь эти роды представлены лишь начальными звеньями цепи видов, морскими. Сильного опреснения в этом районе, повидимому, не было, и солености, очевидно, держались на более высоком уровне, чем в Сибирском районе. Влияние теплых соленых атлантических вод на Арктику со времен бореальной трансгрессии, вероятно, не прекращалось, а только то усиливалось, то ослаблялось. Эти колебания в усилении и ослаблении влияния атлантической фауны на арктическую наблюдаются в западном секторе Арктики и сейчас и получают ясное выражение на Кольском меридиане.

Те миграционные пути, которые нанесены нами на карты 2 и 3, — это новые пути, сложившиеся в основном в современную эпоху со времен литориновой трансгрессии. Очень интересно, с нашей точки зрения на историю развития арктической фауны, утверждение А. М. Дьяконова, высказанное им в 1925 г. (Труды II съезда зоологов, стр. 275, 1927), где он говорит, что берется отстаивать для иглокожих, «что вся наша арктическая фауна возникла в северных частях Тихого океана, распространяясь оттуда по всем направлениям, где только позволяли гидрометеорологические условия. Главный путь распространения направился через Берингов пролив на восток вдоль американского берега и оттуда в Атлантический океан». . . Это совершенно верно, но, вероятно, приложимо только к фауне иглокожих континентального плато, где, конечно, вследствие опреснения, в ледниковый период все местные, автохтонные арктические иглокожие, буде они существовали, должны были быть неминуемо уничтоженными так же, как и плиоценовая тихоокеанская фауна иглокожих, следы которой сохранились в виде живой, выжившей к югу от 60° параллели в Северной Атлантике колонии *Echinarachnius parma* (там опреснения не наступало). Поэтому, конечно, иглокожие, заселяющие сейчас континентальное плато Арктической области, — это все иммигранты или из Тихого, или из Атлантического океана, проникшие сюда только после окончания ледникового периода в постплиоцене. Так как северная часть Атлантического океана в плиоцене была заселена по преимуществу тихоокеанской фауной (см. «Проблему амфибореальности»

Л. Берг, 1934,) и корни северо-атлантической фауны лежат главным образом в Северной Пацифике, то и естественно, что современной арктической фауне иглокожих континентального плато, заселивших Арктику и с запада, и с востока, свойственен исключительно тихоокеанский облик. Но, вряд ли можно приложить утверждение А. Дьяконова об исключительно тихоокеанском происхождении арктических иглокожих к абиссальной фауне Полярного бассейна. Есть все основания предполагать, что на больших глубинах центральной части Полярного бассейна, которые не подверглись опреснению в ледниковый период, сохранились представители настоящей древней доледниковой автохтонной фауны иглокожих Арктики *. Там, по аналогии с ракообразными, можно, вероятно, найти и представителей сравнительно мелководных родов иглокожих, загнанных опреснением на большие глубины, и, может быть, древних автохтонов Арктики (может быть, роды *Colga* и *Ophiopleura* суть эти реликты?). Так это или не так, покажут будущие исследования. Я в своем докладе попыталась набросать грубую схему происхождения и истории формирования современной арктической фауны ракообразных. Эта схема не претендует ни на точность, ни на полноту; многие вопросы, поднятые здесь, спорные, для некоторых выводов еще недостаточно данных; но эта приближенная грубая схема, основанная на анализе только двух групп ракообразных, может лечь уже в основу зоогеографического деления морей Северного полушария и дает нам возможность гораздо более точно, чем это делает Sv. Ekman, провести границы Арктической области.

Анализ фауны *Amphipoda* и *Isopoda* показывает прежде всего, что имеется оригинальная, высокоарктическая эндемичная автохтонная фауна ракообразных, заселяющая Полярный бассейн. Эндемизм родов, характерный как для фауны континентального плато, так и для абиссали, показывает, что мы имеем дело с давно сложившейся имеющей свою собственную эволюцию фауной и что Полярный бассейн образует самостоятельную зоогеографическую область. Современные границы этой области, сложившиеся под сильным влиянием Атлантического океана, с одной стороны, и Тихого океана — с другой, не совпадают друг с другом для трех основных зон — литорали, континентального плато и абиссали. Распределение глубин, существование подводных барьеров и желобов, распределение теплых и холодных течений, диктующее современное распределение ракообразных в Арктике, сильно затрудняют установление точных границ этой области. При установлении границ области нами приняты границы массового распространения высокоарктических видов.

Нельзя не согласиться с мнением J. Broch (1933), что связывать границы зоогеографических областей с определенными изолиниями (например, с нулевой изотермой), вследствие эврибионтности многих как бореальных атлантических, так и арктических форм, весьма затруднительно. При выделении границ между двумя смежными зоогеографическими областями следует пользоваться, во-первых, всем комплексом условий жизни (t°, *S*, рельеф дна, грунты и т. д.) и, во-вторых, частотой встречаемости типичных представителей той или иной фауны в пограничной области. И то и другое в районе Северной Атлантики дает разные картины для различных зон, поэтому провести одну границу, которая удовлетворяла бы всем трем вертикальным зонам, невозможно. Для литоральной зоны (зоны прилива и отлива) граница между Бореальной и Арктической областями сильно сдвинута на восток и проходит у меридиана Святого Носа (Е. Гурьянова, И. Загс, П. Ушаков, 1925), так что литораль Кольского залива и восточного Мурмана входит в состав Бореальной области, а литораль Белого моря и Новой Земли — в состав области Арктической. Характерные для литорали Бореальной области *Amphithoe rubricata*, *Hyale prevosti*, виды рода *Idothea*, заселяющие литораль Мурмана, уже отсутствуют на литорали Белого моря **.

---

* Nordgård (1929) считает возможным видеть центр происхождения арктической фауны мшанок в самом Полярном бассейне и склонен рассматривать вообще всю арктическую фауну как автохтонную, имеющую центром происхождения древний Арктический бассейн.

** *Amphitoe rubricata* в Белом море имеется, но живет не на литорали, а в верхнем горизонте сублиторали в зарослях ламинарий.

Для сублиторали (вернее для фауны континентального плато) эта граница совпадает с границей Субарктической области К. М. Дерюгина (К. Дерюгин, 1924), так что всю юго-западную часть Баренцова моря, населенную атлантической фауной с примесью широко распространенных арктическо-бореальных видов, но с полным отсутствием эндемичных высокоарктических форм, следует выключить из пределов Арктической области. Граница Арктической области для абиссали в западном секторе Арктики ясна и тесно связана с изобатой в 600 м, т. е. порогом В. Томсона и порогом Holsteinsborg — Cap Walsingham. Если попытаться все же наметить общую для всех зон границу Арктической области в северной части Атлантики на основании распространения высокоарктических амфипод и изопод, то она совпадет с границей, устанавливаемой J. Broch (1933) для бентоса, за исключением ее положения в Баренцовом море и у берегов Америки. В Баренцовом море эта граница проходит от меридиана Харловки (37° в.д.) прямо на север до параллели 74° с. ш., отсюда поворачивает на NW к 76° параллели, охватывая всю отепленную гольфстримными водами незамерзающую часть моря, поворачивает затем на SW, подходит к краю континентального плато на широте 74° с. ш. и поворачивает к югу вдоль континентального свала у берегов Норвегии до плато Немецкого моря; далее захватывает Фарерский канал и идет по северному склону порога В. Томсона к Исландии и дальше к берегам Гренландии до мыса Фарвелл; затем, прижимаясь к берегу, поворачивает на север и по склону континентали доходит до южного склона порога Holsteinsborg — Cap Walsingham, отсюда снова поворачивает на юг и, следуя по краю континентального плато, доходит до залива св. Лаврентия. Фауна амфипод залива св. Лаврентия уже бореальная, с примесью арктических видов (Shoemaker, 1930). Отодвигание границы Арктической области далеко на северо-восток до широты в 76° N в Баренцовом море вызвано сильным влиянием Гольфстрима, позволившим бореально-атлантической фауне ракообразных в современную эпоху завоевать новый ареал обитания, оттеснив арктическую фауну. Наоборот, холодные восточно-гренландское и лабрадорское течения дали возможность арктической фауне заселить берега Северной Америки до залива св. Лаврентия. На востоке границы между тихоокеанской бореальной и арктической фаунами нужно проводить не южнее Берингова пролива. Sv. Ekman, который относит северную часть Берингова, Охотское и северную часть Японского моря к Арктической области, не прав: присутствие в этих морях элементов арктической фауны не меняет общего бореального облика фауны этих морей, а южная часть Чукотского моря заселена арктическо-бореальными формами, среди которых вкраплены тихоокеанские бореальные виды, и ни одного эндемичного востоко-арктического вида из ракообразных здесь не найдено, кроме *Mesidothea* в северной его части.

Высокоарктические формы, подобные *Munnopsurus giganteus*, *Mesidothea entomon orientalis*, в дальневосточных морях находятся в реликтовом состоянии. Во всяком случае фауна наших дальневосточных морей принципиально иная. Основу ее составляют бореальные тихоокеанские и амфибореальные формы, и к ней примешиваются отдельные арктические иммигранты. Главную роль в фауне амфипод дальневосточных морей играют представленные многими видами тепловодные роды *Pontogeneia*, *Amphithoe*, *Protomedeia*, *Pontharpinia*, *Parharpinia*, *Calliopius*, *Cerapus* и др., отсутствующие в Арктике, из изопод роды *Synidothea*, *Arcturus*, *Idothea* и представители семейства *Sphaeromidae*, также отсутствующего в Арктике. Я уже указывала, что даже южные районы Чукотского моря заселены элементами тихоокеанской бореальной фауны плюс обедненная арктическая фауна, представленная почти исключительно арктическо-бореальными видами. То же самое наблюдается и по другим группам (например, *Decapoda*; В. Макаров, 1936, доклад в июне 1936 г.). П. Ушаков (1936) наносит на карту границы распространения тихоокеанской фауны в Чукотском море, основываясь на распределении разных групп бентотического населения. Однако эту границу нельзя считать приблизительной границей Арктической области в восточном секторе Арктики и проводить ее следует



Фиг. 4. Граница Арктической области на основании распространения высокоарктических ракообразных

через Берингов пролив, ибо общий фон фауны Чукотского моря составляют все-таки арктические виды.

Таким образом некоторые районы, географически входящие в состав Полярного бассейна, понимаемого в широком смысле, зоогеографически не соответствуют главной его части и должны быть выключены из Арктической области (юго-западный район Баренцова моря, Девисов пролив). Берингово, Охотское и Японское моря в основе заселены бореальной фауной открытой части Тихого океана, которая носит древний эоценовый облик (Криштофович, 1932) и корни которой лежат в северной части Пацифики.

Фауна Арктической области высокоарктическая, молодая, сформировавшаяся в основном из древней автохтонной фауны Полярного бассейна в ледниковый период, и, следовательно, корни ее в значительной мере лежат в самом Полярном море. Тихоокеанская фауна, проникшая в Арктику в плиоцене, затем была почти нацело уничтожена ледниковым периодом и заменена новой, высокоарктической фауной, развившейся по преимуществу из автохтонной древней фауны Арктики. Арктические элементы в фауне ракообразных дальневосточных морей относятся почти исключительно к арктическо-бореальным видам, тогда как настоящие высокоарктические виды здесь отсутствуют. Присутствие в Беринговом и Охотском морях особых подвидов *Mesidothea entomon* и *Gammaracanthus* свидетельствует о прохождении этих морей через фазы сильного опреснения и о существовании связи между этими морями и Арктикой в ледниковый период. Осветить этот вопрос можно будет, только лишь закончив обработку материалов по *Amphipoda* и *Isopoda* из дальневосточных морей. Во всяком случае солоноватоводные арктические формы, представленные здесь особыми подвидами и являющиеся здесь реликтовыми, не меняют общего бореального тихоокеанского облика фауны этих морей, и это заставляет выключить из состава Арктической области

Берингово, Охотское и Японское моря и проводить границу Арктической области через Берингов пролив.

На прилагаемой фиг. 4 нанесены границы Арктической области, как они нам представляются на основании разбора фауны амфипод и изопод. Сильное влияние атлантической фауны на фауну Баренцова моря и влияние тихоокеанской фауны на фауну североамериканскую и гренландскую вызывает существование трех зоогеографических провинций в пределах Арктической области, а именно: 1) беломорско-шпицбергенская провинция, где к высокоарктической основе фауны в значительном количестве примешиваются современные атлантические иммигранты; 2) сибирская высокоарктическая провинция, где эндемичная арктическая фауна представлена в наиболее чистом виде, и 3) североамериканско-гренландская провинция, где на арктическое ядро фауны накладываются элементы тихоокеанской фауны (фиг. 4). Резкая граница между первой и второй провинциями проходит по восточному побережью Новой Земли и Вайгача. В состав беломорско-шпицбергенской провинции входят Баренцово и Белое моря, район Шпицбергена, земли Франца-Иосифа и западное побережье Новой Земли. В состав Сибирской высоко-арктической провинции входят восточное побережье Новой Земли и Вайгача, Карское, море Лаптевых, Восточно-сибирское и северо-западная часть Чукотского моря. В состав северо-американско-гренландской провинции входят юго-восточная часть Чукотского, Бофортово море, район Канадского полярного архипелага, западное и восточн е побережье Гренландии и побережье Лабрадора до Нью-Фаундленда и залива Лаврентия. Граница между этой последней и беломорско-шпицбергенской провинциями проходит по западному склону Скандской впадины; граница между Сибирской и Северо-американско-грендландской совпадает с границей проникновения тихоокеанских форм в Чукотское море по Ушакову (1936).

ЛИТЕРАТУРА

1 Берг Л., О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов, Изв. АН, 16, 1918.
2 Берг Л., О происхождении северных элементов в Каспии, Докл. АН, 1928.
3 Бируля А. А., *Hydrozoa*, *Polychaeta* и *Crustacea*, собранные д-р. Боткиным в Енисейской и Обской губах, Ежег. Зоол. муз., II, 1897.
4 Бируля А. А., Заметки о ракообразных, собранных д-р. Боткиным в Карском море и в Канинско-Печорском районе, Ежег. Зоол. муз., IV, 1899.
5 Бируля А. А., К познанию фауны ракообразных Карской губы и нижнего течения реки Кары, Тр. Зоол. инст. АН, IV, 1937.
6 Бирштейн Я., К вопросу о происхождении морских ракообразных в реках Понто-Каспийского бассейна, Зоол. журн., 14, вып. 4, 1935.
7 De Geer, Главные задачи географических изысканий в северной Полярной области, «Imer», вып. 2 (цит. по русскому переводу), 1926.
8 Дерюгин К., Фауна Кольского залива, Зап. АН, 34, 1915.
9 Дерюгин К., Баренцово море по Кольскому меридиану, Труды Инст. изуч. сев., вып. 19, 1924.
10 Дерюгин К., Фауна Белого моря, Исслед. морей СССР, вып. 7—8, 1928.
11 Дьяконов А., Фауна иглокожих северных частей Тихого океана, Труды II съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР в Москве 4—10 мая 1925 (1928) 1925.
12 Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П., Сравнительный обзор литорали русских северных морей, Раб. Мурм. биол. ст., т. I, 1925.
13 Гурьянова Е., К фауне *Amphipoda* Баренцова моря, Труды Инст. изуч. сев., вып. 37, 1928.
14 Гурьянова Е., К фауне *Crustacea-Malacostraca* устьев р. Енисея, Русск. гидробиол. журн., VIII, № 10|12, 1929.
15 Гурьянова Е., Neue Formen arktischer *Isopoden* und *Amphipoden*, Zool. Anz., Bd. 81, Heft 11|12, 1929.
16 Гурьянова Е., Beiträge zur Fauna d. *Crustacea-Malacostraca* d. arktischen Gebietes, Zool. Anz., Bd. 86, Heft 9|10, 1930.
17 Гурьянова Е., К фауне *Crustacea* моря Лаптевых, Исслед. морей СССР, вып. 15, 1932.
18 Гурьянова Е., Die marinen *Isopoden* der Arktis, Fauna arctica, Bd. VI, Lief. 6, 1933.
19 Гурьянова Е., К фауне *Crustacea-Malacostraca* Обь-Енисейского залива и Обской губы, Исслед. морей СССР, вып. 18, 1933.
20 Гурьянова Е., К фауне *Amphipoda* Баренцова и Белого морей, Исслед. морей СССР, вып. 20, 1934.

[21] Гурьянова Е., Зоогеографический очерк фауны *Isopoda* Арктической области, Арктика, кн. 2, 1934.
[22] Гурьянова Е., Фауна ракообразных Карского моря и пути проникновения атлантической морской фауны в Арктику, Докл. АН, 3, 1934.
[23] Гурьянова Е., Zur Zoogeographie der *Crustacea-Malacostraca* des Arktischen Gebietes, Zoogeographica, Bd. 2, Heft 4, 1935.
[24] Гурьянова Е., К фауне *Amphipoda* и *Isopoda* южной части Карского моря, Исслед. морей СССР, вып. 21, 1935.
[25] Гурьянова Е., К зоогеографии дальневосточных морей, Изв. АН, 8—9 (VII), 1935.
[26] Гурьянова Е., К зоогеографии Карского моря, Изв. АН, 2—3 (VII), 1936.
[27] Гурьянова Е., Beiträge zur Amphipodenfauna d. Karischen Meeres, Zool. Anz., Bd. 116, Heft 5/6, 1936.
[28] Гурьянова Е., Обзор фауны *Tanaidacea*, *Isopoda* и *Amphipoda* Карского моря (in litteris).
[29] Гурьянова Е., *Crustacea-Malacostraca* Полярного бассейна по материалам экспедиции «Садко», 1935, I и II (in litteris).
[30] Гурьянова Е., К вопросу о составе и происхождении фауны абиссали Полярного бассейна, Докл. АН, XX, № 4, 1938.
[31] Зенкевич Л., Некоторые моменты зоогеографии Сев. Полярного бассейна в связи с вопросом о его палеографическом прошлом, Зоол. журн., 12, в. 4, 1934.
[32] Кесслер К., Описание рыб, принадлежащих к семействам, общим Черному и Каспийскому морям, Труды СПб. общ. естествозн., т. V, 1874.
[33] Криштофович А., Геологический обзор стран Дальнего Востока, 1932.
[34] Ушаков П., К бентонической фауне Чукотского моря, Научн. работы экспедиции на ледоколе «Красин», Изд. Глав. Сев. мор. пути, 1936.
[35] Knipowitsch N., Zur Kenntniss d. geologischen Geschichte d. Fauna d. Weissen und d. Murman Meeres, Зап. Минер. общ. (2), т. 38, 1900.
[36] Mortensen, A new species of the genus *Echinarachnius* from Japan, Annot. Zool. Japonenses, v. 11, № 3, 1927.
[37] Nordgård O., *Bryozoa*. The Norw. North Polar Exp. with the «Maud» 1918—1925, Scient. Results, v. V, № 10, 1929.
[38] Petterson O., Der Atlantische Ozean während der Eiszeit, Intern. Revue, Bd. VI, № 1, 1913.
[39] Schellenberg A., Die Gammariden Spitzbergens, Mitt. Zool. Mus., Berlin, Bd. 11, Heft 2, 1925.
[40] Schellenberg A., Die Amphipoden d. Norw. Exp. nach Ost-Grönland in d. Jahren 1929, 1930, 1931 und 1932, Skrift om Svalbord og Ishavet, № 66, 1935.
[41] Shoemaker Cl., Report of the marine *Amphipoden*. . ., Contr. Canad. Biol. Fish., v. III, № 1, 1926.
[42] Shoemaker Cl., The *Amphipoda* of the Cheticamp Exp. of the Contr. Canad. Biol. and Fish, v. V, № 10, 1930.
[43] Soot Rayen T., Migration of arctic Pelecypods in Tertiary times, The Norw. North Polar Exp. with the «Maud» 1918—1925, Scient. Results, v. V, № 12, 1932.
[44] Stephensen K., *Amphipoda* I, II, III. The Danish Ingolf Exped., v. III, part 8, 9, 11, 1923, 1925, 1931.
[45] Stephensen K., The *Tanaidacea* and *Amphipoda* of the Arctic, Fauna arctica, Bd. VI, Lief. 4, 1932.
[46] Stephensen K., *Amphipoda*. The Godhaab. Exped. 1928. Meddel om Grönland, Bd. 79, № 7, 1933.

E. GURJANOVA. CONTRIBUTIONS TO THE ORIGIN AND HISTORY OF THE FAUNA OF THE POLAR BASIN

(On the base of the study of the Crustacea-Amphipods and Isopods)

SUMMARY

1. The Polar basin as a marine basin exists since ancient times (at least since the end of Mesozoic time) and its fauna possesses a charp endemismus of genera and species.

2. The centre of origin and of the development of this endemic arctic fauna lies in the northern parts of the Kara and Brother Laptev's seas. From this centre the autochthonic arctic fauna has spread down to the depths of the Polar basin and moreover within the northern parts of the Atlantic and Pacific as also within the Baltic and Caspian seas (Fig. 3).

3. Three elements of different origin constitute the Crustacea-fauna of the Polar basin: 1. Autochthons of the Arctic, 2. Immigrants from the Atlantic,

and 3. Immigrants from the Pacific. Each of these three elements includes different ecological groops of species and the modern arctic fauna may thus be analysed as follows:

I. Autochthons of the Arctic:

1) endemics of the arctic region: a) eurybiontic circumpolar species, b) high-arctic species;
2) brakish-water relicts species of the glacial basin;
3) arctic-boreal species.

II. Immigrants of the Atlantic:

1) recent postglacial immigrants: a) shallow-water boreal species, b) north-atlantic species of the continental shelf;
2) relict forms of the Littorina-sea.

III. Immigrants of the Pacific:

1) postglacial immigrants;
2) pliocene relict forms (amphiboreal species).

4. The bulk of the arctic fauna is formed by the autochthons of the Polar basin and is of a double origin, having developed from two ancient roots: a) tertiary inhabitants of the ancient arctic sea (the endemic species of the endemic arctic genera) and b) pliocene immigrants of the Pacific (the endemic arctic species of the pacific genera). Table I (page 687) illustrates this double composition of the arctic Crustacea fauna.

5) The modern young high-arctic fauna has developed during the glacial time from this mixed pliocene fauna of the arctic (only in geographical sense) basin under the influence of the changes of the climate and salinity of the sea.

6. The periferic parts of the european-siberian region of the Polar basin passed during Quaternary through several phases of dilution and solution; the Greenland-Scandic region had no strong dilution and had all the time a connection with the saline waters of the Atlantic; this accounts for the preservation of the now living amphiboreal pacific forms (par expl. Echinorachnius parma, Rocinela maculata etc near the West-Greenland) in this part of the Polar basin.

The alternation of dilution and solution within the eastern section of the Arctic and small variations of salinity within the western section explain 1) the existence of the true marine arctic shallow-water fauna in the Scandic basin and 2) the existence of two different shallow - water fauna within the Siberian seas: a) the true marine fauna of Spitzbergen, Franz-Joseph Land and of the northern shallow-water parts of the Kara and Br. Laptev's seas and b) the brackish-water fauna of the glacial time in the southern parts of those seas.

7. Under the influence of cooling and dilution during the glacial period the mixed shallow-water migrated to d.eper layers of the sea where it remained during the time, whilst on the Continental plateau there prevailed unflavourable conditions*.

8. With the increase of Salinity it returned to the continental plateau, conserving the ability of living in the depths; that explains the capacity of arctic forms to submergention and to very wide vertical distribution (many forms can live from 0 to 2000 and more meters of depth).

9. In modern time the fauna of the Polar basin is strongly influenced by the Atlantic and Pacific oceans. The atlantic forms from one side and the pacific forms from the other penetrate into the Arctic and mix with the high-arctic autoctho-

* The continental plateau of the Siberian seas then spreaded more farther to the North, than on modern time; perhaps the deep troughs (St, Anna and Captain Voronin) or the North-Kara Sea are the ancient months of the rivers Obi and Enisej.

nic fauna. The atlantic modern immigrants settle within the Barents sea and the waters of Spitzbergen and Nowaja-Zemlja; the modern pacific immigrants settle within the american-greenland district of the Arctic (Fig. 2).

10. The zoogeographical limits of the Arctic region are the limits of the distribution of the arctic autochthons. The southern boundary of the Arctic region in the atlantic district constitutes the northern limit of the Subarctic region of Prof. K. Derjugin (1924) and partly repeats the boundary established by H. Broch 1933 between the boreal - atlantic and arctic regions. The limit of the Arctic region in the eastern hemisphere passes through the Berings strait.

11. We may divide the Arctic region into three zoogeographical provinces: 1) The White sea — Spitzbergian province, including Barents and White seas and the districts of Spitzbergen, France-Joseph Land and the western coast of Nowaja Zemlja with its straits, where the arctic fauna mixes with the atlantic representatives; 2) the Siberian province, where the true high-arctic fauna is most typical and 3) the North-America-Greenland province where many pacific species are added to the arctic autochthonic fauna (the greatest part of the Tchukotsk sea, Beaufort sea, districts of the polar american archipelago and the arctic coasts of Labrador and Greenland (Fig. 4).

Zoological Institute
of the Academy of Sciences

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

В. А. ЯШНОВ

ПЛАНКТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ КАСПИЙСКОГО МОРЯ[1]

1. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТИТРА И БИОМАССЫ ПЛАНКТОНА КАСПИЙСКОГО МОРЯ ПО МАТЕРИАЛАМ 1934—1935 гг.

Представлено почетным академиком Н. М. Книповичем

В течение последних лет в работах планктологической лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) большое внимание уделялось изучению планктической продуктивности Каспийского моря. В настоящей статье, являющейся первой частью исследования, рассматриваются результаты работ по изучению распределения титра * зоопланктона и фитопланктона Каспийского моря в осенние месяцы 1934 и 1935 гг. и определению биомассы зоопланктона в различных районах Каспийского моря.

Необходимо отметить, что до самого последнего времени по планктону Каспийского моря мы располагали сведениями почти исключительно систематического характера. Но и в этом отношении вряд ли можно считать планктон Каспийского моря хорошо известным. Многие группы как животного, так в особенности растительного планктона до сих пор остаются слабо изученными и несомненно, что дальнейшими работами количество видов, встречающихся в планктоне Каспийского моря, будет значительно увеличено. Однако можно все же признать, что в отношении массовых форм, определяющих собою весь характер каспийского планктона и имеющих в силу этого большое значение в жизни всего водоема, мы располагаем довольно полными сведениями.

Значительно хуже дело обстоит с количественным изучением планктона Каспийского моря. Нам известна лишь работа А. Л. Бенинга (1936), рассматривающая количественные соотношения зимнего планктона изучаемого водоема. Однако она касается лишь обедненного планктоном времени года, поэтому не дает полного ответа на интересующий нас вопрос.

Материал

Сборы планктона в 1934 г. были получены для всего Каспийского моря во время работ экспедиционных судов «Красный Каспий» и «Пикша», сделавших в августе—октябре ряд разрезов от Северного Каспия до берегов Ирана. Предволжское пространство в это же время года было исследовано во время работ экспедиционного судна «Опыт».

Для получения сравнимой картины распределения количества и титра планктона в различные годы нами включены в настоящую статью также результаты обработки зоопланктона, собранного в августе—сентябре 1935 г. во время работ экспедиционного судна «Красный Каспий» в Среднем Каспии и Южном Каспии и экспедиционного судна «Опыт» в Северном Каспии.

Методика

Все ловы зоопланктона была сделаны сетями Нансена из шелкового газа № 9 (по новой нумерации № 38). Количество экземпляров различных видов и стадий развития определялось или целиком для всей пробы или для части пробы, с последующим пересчетом. Затем определялось количество экземпляров, заключающееся в 1 м³ воды. Для изучения фитопланктона

* Титром планктона называется то количество вещества живых организмов, выраженное в граммах или иных весовых единицах, которое находится в 1 м³ воды (Яшнов, 1939).

брались пробы осадочного планктона. Также и в этом случае окончательные данные определялись для 1 м³ воды.

Затем определялся титр планктона на различных горизонтах по всем разрезам. При определении мы пользовались средними сырыми весами различных видов и стадий их развития, вычисленными для организмов фитопланктона П. И. Усачевым, а для зоопланктеров нами.

Умножением среднего веса на количество экземпляров получался титр отдельного вида или стадии развития, сложением их определялся титр всего планктона. Этот способ определения титра планктона, несмотря на свою относительную сложность сравнительно с методом непосредственного определения веса или объема пробы планктона, является совершенно необходимым при выяснении удельного веса различных групп планктеров в общей продуктивности водоема. Особенно возрастает значение этого метода при определении титра фитопланктона. Как известно, только при применении осадочного способа мы можем получить более или менее точную картину количественного распределения организмов фитопланктона. Сети, даже из самых густых номеров шелкового газа, дают настолько преуменьшенные и неточные данные, что совершенно не могут употребляться в качестве количественных орудий лова. Определяя же титр фитопланктона вышеупомянутым способом по осадочному планктону, мы получаем данные, в корне отличные от того, что было известно ранее.

В количественной обработке планктона Каспийского моря принимали участие сотрудники и аспиранты планктологической лаборатории ВНИРО А. П. Кусморская, А. В. Окул, Л. И. Смирнова и Л. А. Чаянова.

В настоящей статье использованы цифровые данные, помещенные в рукописи А. П. Кусморской по зоопланктону Северного Каспия (материалы 1934—1935 гг.). Кроме того, большая помощь в отношении изучения распространения организмов фитопланктона была оказана П. И. Усачевым.

Всем указанным лицам считаю приятным долгом принести благодарность.

Распределение титра планктона Каспийского моря в 1934 г.

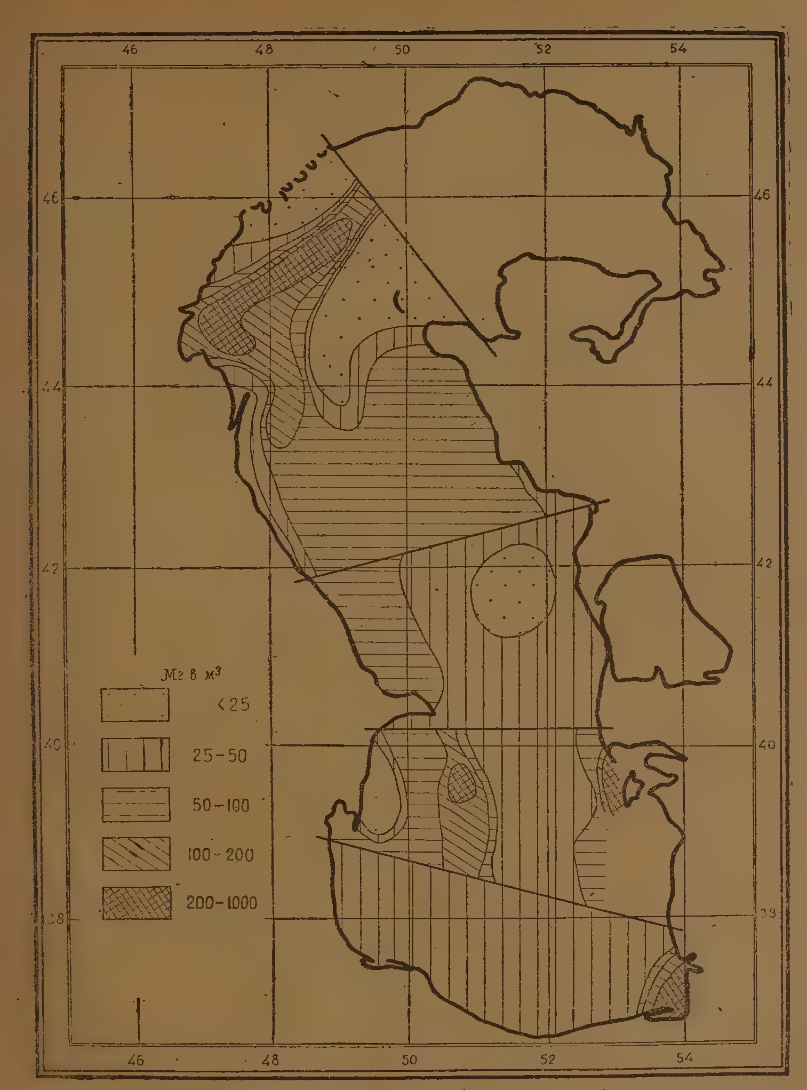
Планктон в осенние месяцы 1934 г. собирался по всему Каспийскому морю. К сожалению, разрезы были растянуты по времени более чем на $1^1/_2$ месяца, поэтому приходится рассматривать распределение планктона не целиком для всего Каспийского моря, а по отдельности для различных районов, материал из которых собирался приблизительно одновременно. Мы будем различать два периода — первый с конца августа до середины сентября (25 VIII—13 IX) и второй с последних чисел сентября до середины октября (29 IX—12 X). Первый период и по температурным условиям отличается от второго. По данным С. В. Бруевича в Среднем Каспии во время первого периода средние величины температуры поверхностного слоя воды на различных разрезах колебались от 22.6° до 25.0°, а во время второго периода равнялись 18.0°—18.1°, несмотря на то что соответствующие второму периоду разрезы располагались южнее первых. Те же соотношения наблюдались и в Южном Каспии: для первого периода средние величины температуры поверхностного слоя воды колебались от 24.2° до 25.2°, а для второго периода равнялись 22.2° (разрез у берегов Ирана).

а. Горизонтальное распределение титра планктона

Остановимся сначала на распределении титра зоопланктона. Из первого периода, упомянутого выше, мы располагаем материалом по западной части Северного Каспия, по северной половине Среднего Каспия и северной половине Южного Каспия.

На прилагаемой карте (фиг. 1) нанесены средние величины титра зоопланктона верхнего слоя воды от поверхности до 200 м или, если глубина станции менее этой величины, до самого дна. В Каспийском море, как известно, весьма ярко выражено явление суточных миграций планктических организмов; кроме того, в прибрежной области большое значение могут приобретать миграции бентических организмов. Определяя средний титр зоопланктона всего поверхностного слоя воды до глубины 200 м, мы в значительной степени элиминируем влияние этого фактора и получаем более сравнимые данные по распределению титра зоопланктона различных районов. Характер суточных изменений титра зоопланктона будет рассмотрен ниже, при изучении вертикального распределения зоопланктона.

Первое, что обращает на себя внимание при рассматривании карты, это концентрация больших величин титра зоопланктона в Северном Каспии в районе



Фиг. 1. Средний титр зоопланктона в слое 0—200 м осенью 1934 г. (25 VIII—12 X)

между дельтой Волги и Аграханским заливом и в Южном Каспии около Красноводского залива и по западному берегу.

Непосредственно вдоль дельты Волги следует сравнительно узкая полоса с весьма малым содержанием планктона. Титр его в августе 1934 г. измерялся несколькими миллиграммами на 1 м³ воды. Затем количество планктона быстро возрастает и на незначительном расстоянии от первой обедненной зоны достигает величин в 100 и более милиграммов на 1 м³. Пятно большой плотности зоопланктона на востоке прижато к предустьевому пространству Волги, к западу оно сильно расширяется и занимает все пространство от района 12-футового рейда почти до устья р. Сулак. У Аграханского залива в районе впадения Терека наблюдается понижение содержания планктона. Внутри указанного пятна можно выделить узкую зону, титр зоопланктона которой превышает 200 мг/м³ и достигает местами

величины свыше 1000 мг/м³. Эта зона тянется почти до западного берега вдоль северного побережья и затем дает отклонение к югу.

В Южном Каспии мы имеем в районе, прилежащем к западному берегу, почти аналогичную картину. Также здесь вблизи самых берегов плотность зоопланктона невелика, затем она увеличивается и на известном расстоянии от берега достигает большой величины, свыше 300 мг/м³. В силу того, что в рассматриваемом районе мы имеем небольшое количество станций, к тому же далеко не на каждой станции проводились планктологические работы, полученная картина распределения титра зоопланктона страдает некоторой схематичностью, однако несомненно, что характер распределения улавливается правильно.

Пятно большой величины титра зоопланктона у Красноводского залива основано, к сожалению, на данных только одной станции; поэтому до получения полного материала из этого района трудно говорить о распределении планктона внутри залива и в прилежащих частях.

Рассматривая распределение плотности зоопланктона по всему Каспийскому морю, можно притти к заключению, что в осенние месяцы 1934 г., в период с конца августа до середины сентября, наблюдалось довольно равномерное распределение титра зоопланктона в центральных частях Среднего Каспия и Южного Каспия. Титр зоопланктона Среднего Каспия определяется величинами от 50 до 100 мг/м³, титр зоопланктона Южного Каспия не превышает в среднем 50 мг/м³. В районах, находящихся под воздействием вносимых реками пресных вод, например Волгой, Тереком, Курой, после весьма бедной зоны, прижатой к берегу, плотность зоопланктона, как было отмечено выше, быстро возрастает и на некотором расстоянии достигает максимальных в Каспийском море величин.

Из второго периода, с последних чисел сентября до середины октября, мы располагаем материалом только по южной половине Среднего Каспия и по самому южному разрезу в Южном Каспии.

Прошедшее время не могло не оказать влияния на количество зоопланктона. И действительно, как в Среднем, так и в Южном Каспии мы не находим в центральных частях величины титра, превышающей 50 мг/м³. Отметим, что в районе, прилежащем к Астрабадскому заливу, величина титра зоопланктона резко повышается и достигает 175 мг/м³. С другой стороны, следует отметить пятно минимальных величин титра зоопланктона, наблюдаемых в центральной части Среднего Каспия ближе к восточным берегам.

Суммируя вышеизложенное, легко притти к заключению, что титр зоопланктона Каспийского моря в осенние месяцы 1934 г. распределялся вполне закономерно. Центральные части глубоководных районов имели сравнительно низкую величину титра, нигде не превышающую 100 мг/м³. Значительно большая плотность зоопланктона наблюдалась в районах, находящихся под воздействием рек, действующих опресняющим образом.

Распределение титра фитопланктона мы будем рассматривать также отдельно для обоих вышеуказанных периодов. Для первого периода, с конца августа до середины сентября (25 VIII—13 IX), мы располагаем данными по западной половине Северного Каспия и по северной части Среднего Каспия.

На прилагаемой карте (фиг. 2) изображено распределение среднего титра фитопланктона в указанных районах для верхнего слоя мощностью в 25 м. Как мы отметим ниже, главная масса фитопланктона редко опускается ниже 25 м; на глубине 50 м мы находим, как правило, весьма небольшие его количества, поэтому для суждения о горизонтальном распределении масс фитопланктона необходимо ограничиться самым верхним слоем, толщиною в 20—30 м. Вычисленные для этого слоя средние величины титра фитопланктона и нанесены на карту.

Отметим сначала, что титр фитопланктона больше титра зоопланктона. В то время, как последний выражается большею частью десятками миллиграммов на 1 м³ воды и лишь в немногих местах достигает больших величин вплоть до одного грамма, для фитопланктона величина титра определяется почти по всему рассматриваемому району сотнями миллиграммов, а местами достигает величин, измеряемых граммами. Максимум, определяемый величинами титра от 1.5 до



Фиг. 2. Средний титр фитопланктона в слое 0—25 м осенью 1934 г. (25 VIII—12 X)

4.5 г на 1 м³, лежит в западной части Северного Каспия и занимает у западного берега широкое пространство от района 12-футового рейда почти до устья р. Сулак; другими словами, приблизительно в том же районе, где, как мы уже видели выше, наблюдается также максимум развития и зоопланктона. Следует лишь отметить, что массовое развитие фитопланктона не простирается далеко на восток, как это имеет место для зоопланктона

Предустьевое пространство Волги, а также район п-ва Мангышлака имеют более разреженное население фитопланктона.

Центральная часть Среднего Каспия отличается весьма малым содержанием фитопланктона, титр которого измеряется здесь 20—25 мг/м³. Необходимо оговорить, что северная граница этого обедненного пятна проведена приблизительно, так как соответствующий резрез количественно не был обработан.

Для второго периода (29IX — 12X) имеется материал из южной половины Среднего Каспия и из самой южной части Южного Каспия.

На этих разрезах видны те же в сущности особенности в распределении фитопланктона, которые были отмечены для более северных районов Каспийского моря, т. е. бо́льшая величина титра фитопланктона по сравнению с титром зоопланктона и совпадение районов массового развития растительного и животного планктона. В районе Астрабадского залива величина титра фитопланктона достигала 4 г на 1 м³ воды.

б. Вертикальное распределение титра планктона.

В Каспийском море весьма ярко выражено явление суточных миграций организмов зоопланктона. Поэтому, кроме общих данных по распределению зоопланктона, необходимо указать отдельно распределение плотности планктона в различное время суток.

Чтобы исключить влияние берега, а также дна, в дальнейшем будут рассмотрены результаты, полученные лишь из центральных станций, с глубиною не менее 200 м.

В Среднем Каспии средний титр зоопланктона в светлый период суток, с 8 час. утра до 5 час. дня, распределялся по вертикальному направлению следующим образом: в поверхностном слое от 50 до 0 м — 21 мг/м, в слое от 100 до 50 м — 60 мг/м³ и в слое от 400 до 100 м — 56 мг/м³. Другими словами, биомасса зоопланктона под одним квадратным километром в дневное время равнялась в слое от 50 до 0 м — 1.1 т, в слое от 100 до 50 м — 3.0 т и в слое от 400 до 100 м — 16.8 т. Таким образом, легко определить, что днем в верхнем слое мощностью в 50 м биомасса зоопланктона равнялась только $^1/_{19}$ биомассы зоопланктона всего изучаемого слоя до глубины 200 м.

В темное время суток, с 8 час. вечера до 5 час. утра, распределение титра зоопланктона было диаметрально противоположным: в поверхностном слое от 50 до 0 м — 193 мг/м³, в слое от 100 до 50 м — 37 мг/м³ и в слое от 400 до 100 м — 20 мг/м³. Это означает, что биомасса зоопланктона под одним квадратным километром в ночное время равнялась в слое от 50 до 0 м — 9.7 т, в слое от 100 до 50 м — 1.9 т и в слое от 400 до 100 м — 6.0 т. Отсюда мы делаем заключение, что ночью более половины всей массы зоопланктона концентрируется в верхнем 50-метровом слое воды.

Такие же результаты получаются при рассмотрении распределения зоопланктона в Южном Каспии. В дневные часы, с 8 час. утра до 5 час. вечера, титр зоопланктона распределялся следующим образом: в поверхностном слое от 50 до 0 м — 14 мг/м³, в слое от 100 до 50 м — 18 мг/м³ и в слое от 400 до 100 м — 21 мг/м³. После перечисления на биомассу зоопланктона под одним квадратным километром получились следующие величины: в слое от 50 до 0 м — 0.7 т, в слое от 100 до 50 м — 0.9 т и в слое от 400 до 100 м — 6.3 т. Таким образом, и в Южном Каспии количество зоопланктона в поверхностном слое мощностью в 50 м днем составляло незначительную — $^1/_{11}$ часть всего зоопланктона.

В темное время суток, с 5 час. вечера до 5 час. утра, распределение титра зоопланктона имело другой характер: в поверхностном слое от 50 до 0 м — 154 мг/м³, в слое от 100 до 50 м — 67 мг/м³ и в слое от 400 до 100 м — 5 мг/м³. Из этого следует, что биомасса зоопланктона под одним квадратным километром равнялась в слое от 50 до 0 м — 7.7 т, в слое от 100 до 50 м — 3.4 т и в слое от 400 до 100 м — 1.5 т. Последние данные говорят о том, что ночью более половины всего зоопланктона скопляется в верхнем 50-метровом слое воды.

Таким образом, мы можем на основании вышеизложенного принять, что как в Среднем Каспии, так и в Южном Каспии вертикальные миграции зоопланктона весьма значительно изменяют плотность населения различных горизонтов в зависимости от времени суток. Само собою понятно, что характер вертикальных миграций может сильно меняться от различных условий. Видовой состав планктона, возраст его главнейших компонентов, гидрологические и гидрохимические условия среды, а также локальные различия могут значительно влиять на харак-

тер этого явления. Этим объясняются и те отличия, которые, как указано выше, наблюдаются в ходе вертикальных миграций зоопланктона в различных районах Каспийского моря.

Несомненно, что роль суточных вертикальных миграций элементов зоопланктона в жизни моря чрезвычайно велика. Ежедневно плотность населения различных слоев воды меняется, а это должно отражаться на всей жизни этих слоев. В Каспийском море биомасса зоопланктона верхнего слоя мощностью в 50 м ночью становится в 7—10 раз больше по сравнению с дневными часами. Большое значение этого явления для жизни пелагических рыб совершенно очевидно. Вертикальные миграции зоопланктона влекут за собою и вертикальные миграции планктоядных рыб. Знание экологии рыб совершенно необходимо для правильной постановки промысла. В этом отношении определение вертикальных миграций зоопланктона в связи с установлением суточного хода питания планктоядных рыб дает возможность интенсифицировать промысел, в частности определять наиболее выгодные сроки работы ставных орудий лова, а также глубину их постановки в зависимости от времени суток.

В заключение отметим, что средние величины титра зоопланктона* центральных частей Среднего Каспия и Южного Каспия, определенные для всех станций, без подразделения их на сделанные в светлый или темный период времени, выражаются следующими цифрами: Средний Каспий — в слое от 50 до 0 м — 71 мг/м³, в слое от 100 до 50 м — 40 мг/м³ и в слое от 400 до 100 м — 40 мг/м³; Южный Каспий — в слое от 50 до 0 м — 85 мг/м³, в слое от 100 до 50 м — 50 мг/м³ и в слое от 400 до 100 м — 22 мг/м³

Принимая во внимание небольшое по существу количество станций, а также ошибки лова, не могущие быть устраненными при производстве работ с планктическими сетями, можно установить, что в отношении зоопланктона в центральных частях Среднего Каспия и Южного Каспия верхний слой мощностью в 100 м населен почти одинаково плотно; что же касается больших глубин, то, по имеющимся в нашем распоряжении данным, население глубоких частей Южного Каспия количественно уступает населению глубоких частей Среднего Каспия. Нижняя граница распространения зоопланктона лежит около 600—500 м.

Фитопланктон занимает узкий слой мощностью в 20—30 м, ниже количество фитопланктона быстро убывает и на глубине 100 м его фактически почти нет. Главная масса фитопланктона концентрируется преимущественно в верхних десяти метрах; в самом поверхностном слое титр фитопланктона обычно немного меньше, чем на глубине 10 м.

Для Среднего Каспия средний титр фитопланктона поверхностного слоя для станций, расположенных над глубинами свыше 200 м, равнялся 150 мг/м³, на глубине 10 м он увеличивался по 170 мг/м³ на глубине 25 м равнялся 105 мг/м³ и на глубине 50 м — 40 мг/м³; ниже количество фитопланктона, как правило, настолько мало, что не может быть точно учтено.

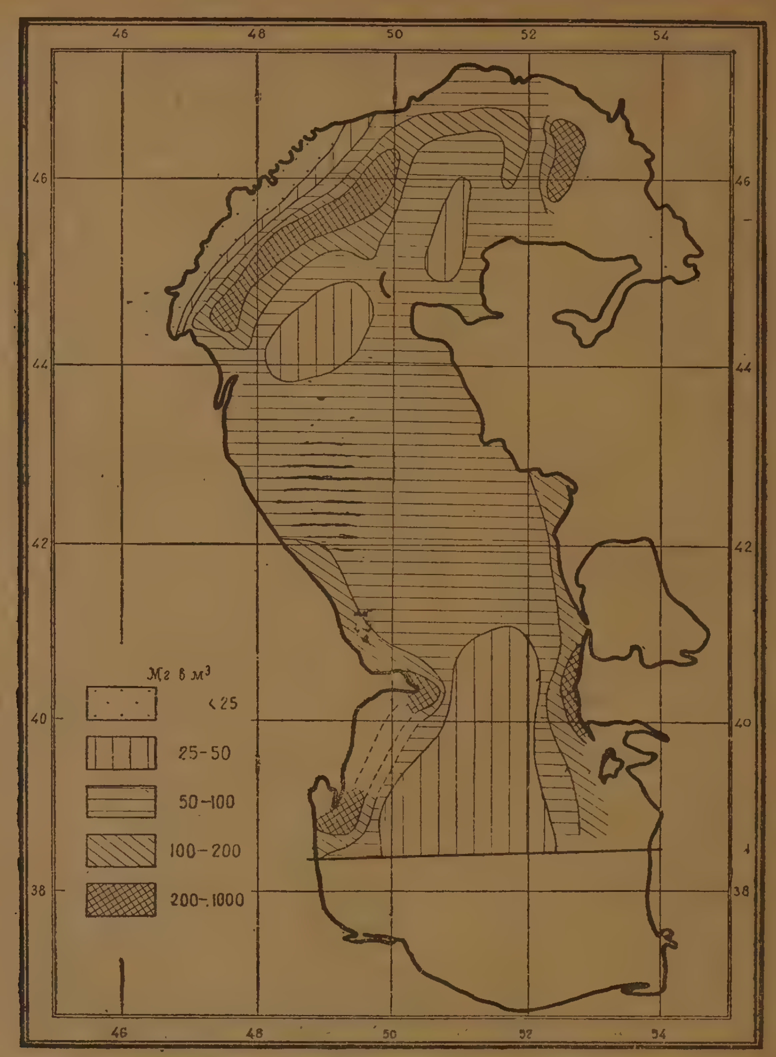
Для Южного Каспия, правда, на основе лишь одного самого южного разреза, можно определить приблизительно те же соотношения.

Распределение титра планктона Каспийского моря в 1935 г.

В основу рассмотрения распределения массы планктона в 1935 г. положены результаты обработки планктона, собранного в период времени с 27 VIII по 12 IX в Среднем Каспии и Южном Каспии и в первой половине сентября (2—15 IX) в Северном Каспии.

Как видно из приведенных дат, сборы планктона по времени совпадают с теми, которые были произведены в 1934 г. В этом отношении возможность сравнения каспийского планктона двух смежных годов не может вызывать сомнений.

* Следует указать, что в работе С. В. Бруевича «Гидрохимия Среднего и Южного Каспия» (1937, стр. 115) наши предварительные данные по вертикальному распределению титра зоопланктона Каспийского моря ошибочно трактуются в качестве данных по распределению фитопланктона.



Фиг. 3. Средний титр зоопланктона в слое 0—200 м осенью 1935 г. (27 VIII—15 IX)

Несмотря на то, что количество разрезов в 1935 г. по сравнению с предыдущим годом было значительно сокращено, это обстоятельство не повлекло больших затруднений при изучении картины распределения титра планктона. Однако следует заметить, что это касается главным образом рассмотрения общего характера распространения планктона. Отсутствие же детальных данных, в частности по западным берегам Южного Каспия, не позволяет для некоторых районов Каспийского моря считать характер распределения планктона точно определенным.

Изучая распределение титра зоопланктона в 1935 г. (фиг. 3), мы отмечаем прежде всего более правильное течение всех изопланкт, что нельзя не поставить в связь со значительно укороченным временем производства работ по сравнению с предшествовавшим годом.



Фиг. 4. Средний титр *Rhizosolenia calcar avis* в слое 0—25 м осенью 1935 г. (27 VIII—15 IX)

Между двумя указанными годами имеется большое сходство как по видовому составу зоопланктона, так и в количественных соотношениях. Главная масса зоопланктона концентрируется в береговых мелководных районах. Пятно в Северном Каспии, обозначающее наибольшие величины титра зоопланктона, расположено почти в том же месте, где было отмечено максимальное развитие зоопланктона в 1934 г. Небольшие отличия в положении пятна около Красноводского залива главным образом обусловливаются различным расположением разрезов двух годов. Отличия в местонахождении пятна в Прикуринском районе более существенны, но ранее указывалось уже на некоторую схематичность построения изопланкт в том районе, вызываемую слишком небольшим числом станций из этого места. Во всяком случае приуроченность пятна максимального развития зоопланктона к месту смешения вод Каспия с водами Куры вряд ли может вызы-

вать сомнение. Что касается центральных частей Среднего Каспия и Южного Каспия, то здесь совпадение характера количественного распределения зоопланктона двух смежных годов является еще более ярко выраженным. Заслуживают внимания также одинаковые соотношения между титром зоопланктона Среднего Каспия и Южного Каспия; в обоих годах величины титра зоопланктона Среднего Каспия немного выше величин титра зоопланктона южного Южного Каспия.

Таким образом, из рассмотрения распределения величины титра зоопланктона в осенние месяцы 1935 г. можно сделать заключение о довольно постоянном характере распределения осеннего зоопланктона Каспийского моря.

Титр зоопланктона центральных частей Среднего Каспия выражается величинами между 50—100 мг/м³, для Южного Каспия величина титра меньше 50 мг/м³. К берегам титр зоопланктона увеличивается и особенного развития достигает в местах смешения с каспийскими водами речных вод; титр зоопланктона измеряется здесь сотнями и тысячами миллиграммов. Границы пятен с большим содержанием титра зоопланктона, естественно, не сохраняются каждый год одними и теми же, однако район их залегания не претерпевает больших изменений. Такие пятна при детальных исследованиях, вероятно, будут обнаружены еще во многих местах по побережью, главнейшими же из них являются пятна в предустьевых пространствах Волги и Куры.

Распространение фитопланктона в 1935 г. представляет сильные отличия от известной нам картины 1934 г.

Остановимся сначала на отличиях качественного характера. В 1934 г. главная масса фитопланктона приходилась на долю перидинеи *Exuviella cordata*; можно сказать, что в Среднем Каспии и Южном Каспии эта форма определяла собою весь характер распространения фитопланктона, в Северном Каспии большую роль играли другие водоросли. Только в Южном Каспии в районе Астрабадского залива громадного развития достигала диатомея *Rhizosolenia calcar avis**. Из этого центра *Rhizosolenia calcar avis* распространялась вдоль циркуляционного течения и по восточному берегу в небольших количествах доходила до Карабогаза. До 1934 г. эта форма не была известна для Каспийского моря; о нахождении *Rhizosolenia calcar avis* нет указаний также в работе А. Л. Бенинга, имевшего в своем распоряжении материал из февраля—марта 1934 г. Таким образом, более или менее точно началом развития в Каспийском море *Rhizosolenia calcar avis* можно считать летние месяцы 1934 г. Эта водоросль в дальнейшем широко распространилась по всему Каспийскому морю и была обнаружена летом 1935 г. в больших количествах в Северном Каспии; таким образом, на протяжении менее одного года *Rhizosolenia calcar avis* заполнила собою верхний слой всего Каспийского моря и стала одной из самых доминирующих форм фитопланктона. Чтобы представить себе громадное развитие этого вида, достаточно взглянуть на прилагаемую карту (фиг. 4), на которой нанесено, по данным П. И. Усачева, распределение титра *Rhizosolenia calcar avis* по сетным сборам.

Даже более обедненные центральные части Среднего Каспия имеют титр *Rhizosolenia calcar avis*, измеряемый 1000 мг на 1 м³. Ближе к берегам количества увеличиваются, и вдоль западных берегов титр *Rhizosolenia calcar avis* достигает 10 г на 1 м³. Столь большие величины титра фитопланктона для Каспийского моря еще не указывались. В Южном Каспии по направлению к восточному берегу количество *Rhizosolenia calcar avis* уменьшается. К сожалению, у нас нет данных по распространению *Rhizosolenia calcar avis* в центре ее возникновения, в районе Астрабадского залива, в осенние месяцы 1935 г.; однако надо предполагать, что количества ее там были велики, так как по материалам экспедиции ВНИРО, работавшей зимою 1935—1936 гг. в юго-восточном углу Каспийского моря, бросалось в глаза явное преобладание *Rhizosolenia calcar avis* над всеми другими организмами; титр же фитопланктона достигал величины в несколько граммов. Таким образом, можно считать, что весь 1935 г. на Каспийском море прошел под знаком сильного развития этой диатомеи.

* Определение принадлежит П. И. Усачеву.

Биомасса зоопланктона Каспийского моря

При рассмотрении распределения титра планктона Каспийского моря в 1934 и 1935 гг. было указано на большое сходство в распределении зоопланктона и на отличия в распределении фитопланктона в указанные годы.

Постараемся теперь определить величину биомассы зоопланктона различных районов Каспийского моря, причем для Северного Каспия ограничимся лишь одной западной половиной, для которой наши знания более полны, чем для восточной половины.

Средняя величина титра зоопланктона Северного Каспия равняется в осенние месяцы 120—200 мг на 1 м^3. Считая среднюю глубину Северного Каспия в 6 м, получаем, что биомасса зоопланктона Северного Каспия под 1 км^2 площади моря равняется 700—1200 кг, в среднем около 1 т.

Для Среднего Каспия вычисления дали следующие величины биомассы зоопланктона: для центральной части около 18 т под 1 км^2 и для прибрежных районов, при глубинах не свыше 25 м, до 3 т под 1 км^2.

Для Южного Каспия соответствующие данные равняются: для центральной части около 14 т под 1 км^2 и для прибрежных районов, при глубинах не свыше 25 м, до 7 т под 1 км^2.

Полученные данные вряд ли могут считаться сравнимыми; основываясь на них, можно определить лишь запасы зоопланктона Каспийского моря. Эти величины в сильнейшей степени зависят от глубины станций, материал с которых положен в основу вычислений. Совершенно реален факт существования под единицей поверхности моря большой биомассы планктона при весьма малой плотности населения.

С другой стороны, наиболее важными для рыболовства являются верхние слои моря, приблизительно до глубины 50 м. Поведение пелагических рыб в большой степени зависит от количественного распределения планктона в этом слое.

Учитывая вышесказанное, мы должны в сущности руководствоваться главным образом распределением титра планктона в определенном слое воды. Для наших сравнительных целей удобнее всего воспользоваться данными, вычисленными для 1 км^3 воды в верхнем слое мощностью до 50 м.

Определенная таким образом биомасса зоопланктона Северного Каспия равна 120—200 т в 1 км^3. Для Среднего Каспия в центральных частях в светлое время суток биомасса зоопланктона в слое 50—0 м равна приблизительно 20 т, а ночью — около 190 т в 1 км^3; в прибрежных районах биомасса зоопланктона на станциях с глубиною не более 25 м достигает величины свыше 100 т в 1 км^3. Для Южного Каспия в центральных частях днем биомасса зоопланктона в слое 50—0 м равна 15 т, а ночью около 150 т в 1 км^3; у берегов, при глубине не более 25 м, достигает величины до 300 т в 1 км^3.

К вышеуказанному следует добавить, что вертикальные миграции организмов бентоса в прибрежных районах выражены чрезвычайно сильно, поэтому величина биомассы животных, находящихся в воде и могущих служить пищей пелагическим рыбам, сильно вырастает. Все это позволяет утверждать, что в Каспийском море наиболее богатыми планктоном являются прибрежные районы, где иногда, как, например, в период развития личинок моллюсков, величина биомассы в 1 км^3 измеряется тысячами тонн.

ЛИТЕРАТУРА

Бенинг А. Л., О зимнем планктоне Каспийского моря, Тр. первой всекасп. научн. рыбохоз. конференции, 1936.

Яшнов В. А., Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцова моря, Тр. Всесоюзн. научн.-исслед. ин-та морск. рыб. хоз. и океаногр., т. 4, 1939.

Jaschnov W. A., Plankton productivity of the south-western part of the Barents Sea, Transact. of the Inst. of Mar. Fish. and Oceanogr., v. 4, 1939.

Планктологическая лаборатория ВНИРО

Поступило 10 VI 1937

W. A. JASCHNOV. PLANKTON PRODUCTIVITY OF THE CASPIAN SEA

1. The distribution of the titre and the plankton biomass of the Caspian Sea, according to the materials of 1934—1935

SUMMARY

During the last years great attention has been given, in the work of the Plankton laboratory of the All-Union Scientific Institute of Marine Fisheries and Oceanography, to the study of the plankton productivity of the Caspian Sea. In the present paper, containing the first part of the investigation, the results are examined of the work on the distribution of the zooplankton and of the phytoplankton titre [the quantity of matter in living organisms, which exists in 1 cubic meter of water (Jaschnov, 1939)] in the Caspian Sea during the autumn months of 1934 and 1935, and on the determination of the zooplankton biomass in the different parts of this sea.

All the catches of zooplankton were made by the Nansen nets of silk bolting cloth № 9.

The quantity of specimens of different species and of stages of development was determined either for the entire sample or for a part of it. Next the quantity of specimens contained in 1 m³ of water was determined. For the study of phytoplankton samples of the sedimentary plankton were taken. In this case also the final data were determined for 1 m³ of water.

After that, the titre of the plankton was determined on different horizons in all the sections. By multiplying the mean weight by the number of specimens, the titre of a separate species or stage of development was obtained; by adding them up, the titre of the entire plankton was determined. This method of determining the plankton titre, in spite of its relative complexity, as compared with the method of a direct determination of the weight or volume of the plankton sample, is absolutely necessary for elucidating the importance of different groups of planktonic components in the total productivity of the water basin. The importance of this method increases particularly in determining the titre of phytoplankton. We know that it is only in using the sedimentary process that we can obtain a more or less exact notion of the quantitative distribution of the phytoplankton organisms. Nets yield data to such a degree reduced and inexact that they absolutely cannot be used as quantitative instruments of catch. While in determining the titre of the phytoplankton by the above mentioned method of sedimentary we obtain data radically different from what was known before.

Distribution of plankton titre in 1934

The mean values of the zooplankton titre from the upper layer of water, at the surface to 200 m deep or, when the depth of the station was below this value, then to the very bottom, are marked on the map (table 1). We know that in the Caspian Sea the phenomenon of diurnal migrations of planktonic organisms, is vividly expressed, except this, in the coastal region the migrations of the benthic organisms can acquire a great importance. By determining the mean titre of the whole superficial water layer to a depth of 200 m, we eliminate to a considerable degree the influence of this factor, and obtain more comparable date on the distribution of the plankton titre in different regions.

A comparatively narrow strip with a very small plankton content lies immediately along the delta of the Volga. In August 1934 the titre here was only of a few milligrams to 1 m³ of water. Further the quantity of plankton increases rapidly and at an insignificant distance from the first, impoverished zone, attains the value of a hundred and more milligrams to 1 m³. Within this space, a narrow zone can be isolated, where the zooplankton titre surpasses 200 mg/m³ and reaches in some

places a value of above 1000 mg/m³. This zone stretches almost to the western shore, along the northern littoral, and then deviates to the south.

In the southern part of the Caspian Sea we have an almost analogous picture in the region along the western coast. Here also, close to the very shore, the density of the zooplankton is small, then it increases, and at a certain distance from the shore, attains a great value above 300 mg/m³. The large spot of zooplankton with a great titre value near the Krasnovodskbay, is unfortunately founded on the data of only one station.

In the central part of the Middle Caspian the zooplankton titre is determined by values from 50 to 100 mg/m³; in the central part of the Southern Caspian it does not on an average go beyond 50 mg/m³.

The distribution of the average phytoplankton titre in the upper layer 25 m thick is represented on the map (table 2). The principal mass of phytoplankton rarely descends below 25 m; at a depth of 50 m we find that it exists, as a rule, in a very small quantity.

We must remark that the phytoplankton titre is larger than the zooplankton one. Whilst the latter is expressed for the most part by tens of milligrams per 1 m³ of water, and attains a greater value up to 1 g only in a few places, the titre value of phytoplankton is determined almost everywhere, in the region investigated, by hundreds of milligrams and in some places it reaches values measured by grammes. The maximum of the titre as measured by values is from 1.5 to 4.5 g per 1 m³, and lies in the western part of Northern Caspian, nearly in the same region where the maximum development of zooplankton is observed.

In 1934 the central part of the Middle Caspian was characterized by an exceedingly small phytoplankton content; its titre here showed 20—25 mg/m³. In the Southern Caspian the character of the phytoplankton titre was about the same.

Vertical distribution of the plankton titre

In the Caspian Sea the phenomenon of a diurnal migration of the zooplankton organisms is very strikingly expressed. Further, in this paper, in order to eliminate the influences both of the shore and of the bottom, only those results will be examined which have been obtained at the central stations, from a depth of not less than 200 m.

In the Middle Caspian, in the day time from 8 o'clock in the morning till 5 o'clock in the evening, the zooplankton in the vertical direction was distributed as follows: in the layer 50—0 m — 21 mg/m³, in the layer 100—50 m — 60 mg/m³ and in the layer 400—100 m — 56 mg/m³. In the night, from 8 o'clock in the evening till 5 o'clock in the morning, the distribution of the zooplankton titre was diametrically opposite: in the layer 50—0 m — 193 mg/m³, in the layer 100—50 m — 37 mg/m³ and in the layer 400—100 m — 20 mg/m³.

The same results are observed in examining the distribution of zooplankton in the Southern Caspian. In the day time, from 8 o'clock in the morning till 5 o'clock in the evening, the zooplankton titre was distributed thus: in the layer 50—0 m — 14 mg/m³, in the layer 100—50 m — 18 mg m³, in the layer 400—100 m — 21 mg/m³. In the night, from 5 o'clock in the evening till 5 o'clock in the morning, the distribution of the zooplankton titre bore of a different character: in the layer 50—0 m — 154 mg/m³, in the layer 100—50 m — 67 mg/m³, in the layer 400—100 m — 5 mg/m².

This shows that in day time about $^3/_4$ of the entire zooplankton mass in the Caspian Sea is to be found below a depth of 100 m, and that in the evening and night hours about $^1/_2$ of the entire zooplankton mass is concentrated in the upper layer 50 m thick.

Consequently we can on the grounds of the above said consider that the zooplankton of every determined layer is a variable value, depending from the time of day or night. In the hours of darkness the quantity of zooplankton in the upper-layer 50 m thick increases about ten times, at the expense of an impoverishment

of the layers below. This phenomenon must be taken into account in a study of the nutrition of the fishes feeding on plankton.

The phytoplankton occupies a narrow layer 20—30 m thick, lower down its quantity diminishes rapidly, and at a depth of 100 m it scarcely exists. The principal mass of phytoplankton is chiefly concentrated in the upper ten meters; in the superficial layer itself the phytoplankton titre is usually somewhat smaller than at a depth of 10 m.

In the Middle Caspian the average phytoplankton titre of the superficial layer, for the stations situated over depths of 200 m, is equal to 150 mg/m³, at a depth of 10 m it increases to 170 mg/m³, at a depth of 25 m it was 105 mg/m³ and at a depth of 50 m — 40 mg/m³, lower the quantity of phytoplankton, as a rule, is so small that it cannot be accurately evaluated.

Distribution of the plankton titre in 1935

The principal mass of the zooplankton (table 3) has been in 1935 also concentrated in the shallow shore regions. The spot in the Northern Caspian indicatiing the greatest values of zooplankton titre, was situated almost in the same place, where the maximal development of zooplankton was noted in 1934. The small differences in the situation of the spot near the bay of Krasnovodsk is chiefly due to the fact that the disposition of the sections in the two years was different. The differences in the situation of the spot in the region at the mouth of the Kura are more important, but in any case it can scarcely be doubted that the spot of maximal zooplankton development corresponds to the place where the waters of the Caspian mix with those of the Kura. As to the central parts of the Middle and Southern Caspian, the coincidence in the character of the quantitative distribution of the zooplankton during two consecutive years is here even more striking. The similar correlations between the zooplankton titre of the Northern Caspian and that of the Southern Caspian, also merit attention; both years the value of the Middle Caspian zooplankton titre was a little above that of the Southern Caspian.

Thus, on examining the distribution of the values of the zooplankton titre in the autumn months of 1935, one can conclude that the distribution of the autumn zooplankton in the Caspian Sea is pretty constant.

The extension of phytoplankton in 1935 differs greatly from what is known to us about that of 1934.

Let us examine first the qualitative differences. In 1934 the chief mass of the phytoplankton belonged to the Peridinian *Exuviella cordata*; one might say that in the Middle and Southern Caspian this species determined the whole character of phytoplankton distribution; in the Northern Caspian an important role belonged to other algae. Only in the Southern Caspian, in the region of the bay of Astrabad, an enormous development was attained by the Diatom *Rhizosolenia calcar avis*. From this centre *Rhizosolenia calcar avis* spread along the circulatory current and attained in small quantities Karabugaz on the eastern shore. Until 1934 this species had not been known from the Caspian. One can admit more or less exactly that *Rhizosolenia calcar avis* began to develop in the Caspian Sea in the summer months of 1934. This Diatom later became widely spread over the whole Caspian Sea and was discovered in the summer of 1935 in great quantities in the Northern Caspian. Thus in the space of less than a year, *Rhizosolenia ca car avis* spread in the upper layer of the whole Caspian Sea and become one of the most dominant phytoplankton species (table 4).

Even in the more impoverished central parts of the Middle Caspian the titre of *Rhizosolenia calcar avis* is to be measured by 1000 mg to 1 m³. Nearer to the shore this quantity increases and the titre of *Rhizosolenia calcar avis* along the western shores attains 10 g to 1 m³. One may therefore consider that the whole of 1935 in the Caspian Sea was marked by an excessive development of *Rhizosolenia calcar avis*.

The zooplankton biomass of the Caspian Sea

When examining the distribution of the plankton titre of the Caspian Sea in 1934 and 1935, the great similitude in the distribution of zooplankton and difference in that of phytoplankton in these years, has abready been pointed out. Let us now try to determine the value of the zooplankton biomass in different regions of the Caspian Sea.

The mean value of the zooplankton titre in the Northern Caspian in the autumn months is 120—200 mg/m^3. Taking 6 m as the mean depth of the Northern Caspian we find that the zooplankton biomass of the Northern Caspian below 1 km^2 of the sea surface is equal to 700—1200 kg, about 1 ton on average.

Calculations for the Middle Caspian have given the following values for the zooplankton biomass: in the central part about 18 t below 1 km^2 and for the shore regions with a depth not above 25 m, up to 3 t below 1 km^2.

For the Southern Caspian the corresponding data are: in the central part about 14 t below 1 km^2, and for the shore regions, with a depth not above 25 m, up to 7 t below 1 km^2.

The obtained data can scarcely be considered as comparable; taking them as a basis, one can only determine the zooplankton reserves of the Caspian Sea.

On the other hand, the upper sea layers, about a 50 m thick, are the most important for the fishing industry. The behaviour of the pelagic fish depends in a great measure on the quantitative distribution of plankton in this layer.

Taking into account what has been said, we ought, in reality, to be chiefly guided by the distribution of the plankton titre in a determined water layer.

As the volume of water of 1 m^3 is practically insignificant for the fish by its size and the comparatively small quantity of plankton it contains, it will be best of all to utilise for our comparisons the data, calculated for 1 km^3 of water in the upper layer to a depth of 50 m.

The zooplankton biomass of the Northern Caspian determined in this manner is equal 120—200 t to 1 km^3.

In the Middle Caspian in the central parts during day light the zooplankton biomass in the layer 50—0 m is equal to about 20 t, and at night to about 190 t to 1 km^3; in the regions near the shore the zooplankton biomass at stations with a depth not above 25 m attains a value above 100 t to 1 km . In the Southern Caspian in the central part the zooplankton biomass in the layer 50—0 m is in day time equal to 15 t and at night to about 150 t to 1 km ; near the shores, with a depth not above 25 m, it attains a value up to 300 t to 1 km^3.

To what has been said, one must add, that the vertical migrations of the benthic organisms are exceedingly great in the shore regions, therefore the value of the biomass of the animals, living in the water, that can serve as food to the pelagic fisches, increases considerably. All this permits one to affirm that in the Caspian Sea the shore regions are the richest in plankton, and it is there that sometimes, as for instance in the period of development of the larvae of Mollusca, the value of the biomass to 1 km^3 must be measured by thousands of tons.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

ИССЛЕДОВАНИЕ МОРФОГЕННОЙ РОЛИ ГИПОФИЗА В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ЛОКАЛИЗАЦИИ ОСНОВНЫХ ГОРМОНОВ ПЕРЕДНЕЙ ДОЛИ

(Представлено академиком **И. И. Шмальгаузеном)**

ВВЕДЕНИЕ

Многочисленными экспериментальными исследованиями последних лет безупречно доказана ответственная роль гормонов эндокринных желез как регуляторов развития животного организма. Установлено, что влияние гормональных факторов на формообразование в различные фазы развития далеко неодинаково: оно начинается в конце эмбрионального периода и вполне отчетливо выражено лишь во время постэмбрионального развития.

Характер формообразовательного действия гормонов также весьма различен. В одних случаях гормональные факторы определяют время или скорость протекания процесса, в других — они оказывают влияние на его направление. К настоящему моменту вполне доказана морфогенная роль лишь некоторых компонентов эндокринной системы. Сюда относятся в первую очередь: щитовидная железа, половая железа и гипофиз. Последнему, именно его передней доле, принадлежит особо важная роль в связи с тем, что, наряду с прямым действием на морфогенез, гормональные начала этого органа определяют степень функционирования других желез внутренней секреции, обладающих в свою очередь морфогенным действием.

В связи с этим становится понятным то внимание, которое уделяется в современной эндокринологии изучению функций передней доли гипофиза. Из большого числа последних наиболее важными являются, во-первых, ростстимулирующее действие и, во-вторых, тиреотропная и гонадотропная функции.

Этим сторонам деятельности гипофиза посвящено большое количество исследований, из которых мы отметим лишь самые основные. Удаление гипофиза у личинок амфибий, по Аллену (1917—1919) и др., приводит к задержке р о с т а, который восстанавливается при введении гормона извне. Аналогичные отношения имеют место и у высших позвоночных. Митчель (1929), Хилл и Паркс (1934) у птиц, Эванс (1926—1933), Смис (1927) и др. у млекопитающих наблюдали при гипофизектомии торможение роста. Позднее Эванс и сотрудники (1927, 1928) выделили из передней доли активное начало, способное стимулировать рост нормальных и гипофизектомированных животных (так называемый гормон роста).

Изучение тиреотропной функции передней доли протекало первоначально в связи с разработкой проблемы метаморфоза амфибий. Опыты Аллена (1917—1919), Смиса (1916—1920) и др. показали, что при гипофизектомии метаморфоз головастиков задерживается. При последующем гистологическом исследовании обнаружилось, что щитовидная железа оперированных животных находится в атрофированном состоянии. Ее нормальное состояние может быть восстановлено только введением вещества передней доли, вслед зачем наступает метаморфоз (Инграм, 1928; Спауль, 1924). В ряде систематических исследований Уленгут

(1928, 1929) показал, что введение экстракта передней доли повышает функцию тиреоидного аппарата, гормон которого и обусловливает наступление метаморфоза. Что механизм действия активного начала передней доли на метаморфоз действительно таков, было установлено дальнейшими опытами, в которых приготовленный из передней доли «тиреоактиватор» вызывал метаморфогенный эффект лишь в присутствии щитовидной железы, тогда как на тиреоидектомированных личинках это действие не обнаруживалось. Позднее Лезер (1934) и Л. Леб (1929) выделили тиреотропный гормон в чистом виде: введение его в небольших количествах приводит щитовидную железу в состояние гиперфункции.

Начало планомерному изучению гонадотропной функции было положено классическими работами Цондека и Ашгейма (1927—1928), показавших, что пересадка кусочков передней доли инфантильным мышам вызывает у последних преждевременное половое созревание. Эти результаты хорошо согласуются с ранее известными данными о том, что при гипофизектомии, наряду с торможением роста (Митчель, 1929; Гуссэй, 1930 и др.), наблюдается недоразвитие половой системы. Дальнейший анализ гонадостимулирующей функции передней доли, гормон которой Цондек и Ашгейм предложили добывать из мочи беременных (пролан), показал необходимость его разделения на два гормона, из которых один вызывает созревание фолликулов, другой — образование желтых тел. В разрезе данной работы рассмотрение всей совокупности этих данных не является необходимым.

Многообразие функций, естественно, выдвинуло вопрос о связи образования многочисленных гормонов с отдельными клеточными элементами передней доли. Изучение этого вопроса особенно важно потому, что многообразие функций передней доли сочетается с относительной простотой ее строения. Данные о том, с какими клеточными элементами связано образование гормона роста, пока весьма немногочисленны. В гипофизе карликовых мышей, по Смису (1930), эозинофильные клетки отсутствуют. При акромегалии нередко наблюдаются эозинофильные аденомы. Эванс (1927) и сотрудники при использовании для приготовления гормона роста периферических частей гипофиза быка, более богатых эозинофилами, получали более активные препараты. Эти данные указывают как будто на образование гормона роста в эозинофильных клетках. Ввиду имеющихся противоречий, их нельзя однако считать решающими.

То же самое нужно сказать и в отношении вопроса о месте выработки тиреотропного начала. Одни авторы связывают его с эозинофильными клетками, другие — с базофильными. Так, Клементс (1932) при введении головастикам ускоряющего метаморфоз экстракта из передней доли наблюдал увеличение количества эозинофильных элементов в гипофизе опытных личинок. Из этого он делает вывод, что тиреотропный гормон выделяется оксифильными элементами. Более убедительный материал по этому вопросу дают опыты тиреоидектомии: при удалении щитовидной железы изменение структуры передней доли идет в направлении исчезновения эозинофилов. Тестирование таких гипофизов обнаруживает однако сохранение или даже усиление тиреотропной функции (Цеквер, 1936). Отсюда следует, что образование тиреотропного гормона связано, повидимому, не с эозинофильными, а с базофильными клетками.

Аналогично тому, как для тиреотропного гормона на вопрос о месте его выработки проливают свет опыты тиреоидектомии, такое же значение для вопроса об образовании гонадостимулятора имеют опыты кастрации. Появляющиеся в передней доле гипофиза кастратов большие вакуолизированные клетки, повидимому, следует считать измененными базофилами (Эллисон и Вольф, 1934). Эти изменения сопровождаются увеличением гонадостимулирующей активности, ввиду чего можно полагать, что гонадотропное начало локализовано в базофилах (Смис, Северингхауз и Леонард, 1933).

Из приведенных данных вытекает, что как эозинофилы, так и базофилы являются тем морфологическим субстратом, где образуются активные начала передней доли, обладающие морфогенным действием.

Разработка деталей этого вопроса требует однако постановки прямых опытов, в которых было бы проведено разделение и дифференцированное тестирование эозинофильных и базофильных элементов в отношении их морфогенетической активности. Осуществление таких, на первый взгляд технически очень трудных, опытов облегчается особенностями строения гипофиза.

У амфибий можно отметить скопление базофильных элементов в центральной части органа. У птиц уже отчетливо различаются две области: в задней эозинофилы имеются в большом количестве, в передней — они почти полностью отсутствуют, следовательно преобладают базофилы. Наиболее характерно распределены структурные элементы в передней доле гипофиза млекопитающих (крупный рогатый скот). Это обстоятельство привлекло внимание Ф. Смиса и И. Смис (1923), которые в кратком сообщении отметили топографические особенности в структуре передней доли гипофиза быка и установили различия в результатах биологического тестирования отдельных областей на личинках амфибий. При инъекции экстракта из содержащей главным образом эозинофилы периферической части передней доли гипофизектемированным головастикам авторы обнаружили стимуляцию роста, при введении же экстракта из центральной, базофильной части — стимуляцию метаморфоза. Позже Спауль (1930) более детально охарактеризовал топографические особенности строения передней доли, но при тестировании получил менее отчетливые результаты. Часть выводов Спауля прямо противоположна сделанным ранее Смисом: он связывает, например, активирующее метаморфоз действие с эозинофильными клетками. Материалы Ф. Смиса и И. Смис (1923) не привлекли должного внимания, и вопрос в этой плоскости не был подвергнут дальнейшей разработке.

Ввиду этого, учитывая предварительный характер данных Смиса и противоречия в работах последующих авторов, мы решили детально изучить биологическое (морфогенное) действие клеточных элементов передней доли в связи с вопросом о локализации основных ее гормонов. В этом и заключается основная задача настоящего исследования.

МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Как и предыдущие авторы, мы начали свои опыты на личинках амфибий, позволяющих проследить изменения как процесса роста, так и дифференцировки (метаморфоз).

Предварительно было проведено гистологическое исследование гипофиза быка, который использовался в качестве материала для пересадок. Оно показало неравномерное распределение клеточных элементов, позволяющее изолировать отдельные части передней доли. В относительно небольшой по размерам центральной зоне сосредоточены по преимуществу базофильные клетки, эозинофильные элементы здесь или имеются в незначительном количестве, или их нет совсем. Остальная часть передней доли характеризуется относительно равномерным распределением клеточных элементов, и только в периферических частях имеет место резкое преобладание эозинофилов. Центральная часть отличается макроскопически по цвету и консистенции (в связи с большей васкуляризацией); условно назовем ее «базофильной зоной». Периферическую область можно обозначить, как «эозинофильную зону».

Развитие той и другой зоны индивидуально варьирует. В большинстве случаев «базофильная зона» представляет собой конусообразное тело, своим основанием граничащее с pars tuberalis. Иногда она дает ответвления в остальную часть железы, иногда в виде полосы пронизывает весь орган. Ее граница выражена обычно достаточно резко. Бывают случаи, когда в связи с дегенерацией соответствующих клеточных элементов «базофильную зону» выделить не удается. Ввиду этого, при постановке опытов приходится учитывать особенности строения к а ж д о г о гипофиза.

Возникает вопрос, можно ли и насколько полно удается отделить базофильные и эозинофильные клетки друг от друга? Наш опыт показал, что если брать

небольшие кусочки из наиболее центральной части «базофильной зоны», примесь эозинофильных элементов настолько мала, что она не должна иметь практического значения. Использование наиболее периферических частей органа для выделения «эозинофильной ткани» гарантирует если не полное отсутствие, то во всяком случае минимальное количество базофильных клеток, которое вряд ли может оказать влияние на результат.

На основании исследования большого материала, мы вывели следующие средние цифры, иллюстрирующие соотношение частей гипофиза: вес «базофильной зоны» — 85 мг, остальная часть передней доли — 2670 мг. В большинстве опытов использовались свежие гипофизы, непосредственно после смерти животного взятые с бойни, в некоторых случаях брались замороженные железы. Доставленные в лабораторию гипофизы тотчас подвергались препаровке: удалялись задняя и промежуточная доли, а также имеющийся иногда в значительных количествах коллоид. Далее передняя доля острым скальпелем разрезалась сагитально. Как уже указано, для выделения «эозинофильной зоны» использовались лишь самые периферические части железы, фрагменты «базофильной зоны» вырезались, наоборот, из наиболее центральной ее части. Благодаря этому приходилось использовать большое количество желез, однако это было необходимо, чтобы обеспечить достаточную чистоту материала для пересадок.

Выделенные из обеих «зон» кусочки помещались на короткий срок в рингеровский или физиологический раствор и затем имплантировались подопытным животным. Применявшийся некоторыми исследователями метод скармливания не использовался, ввиду возможности разрушения активных веществ в пищеварительном тракте. Характ рны в этом отношении данные Смиса, полученные на мышах, у которых при кормлении гипофизом стимуляция роста (всегда имевшая место при имплантации) отсутствовала.

Ниже мы остановимся на результатах одного из опытов, который убедительно показал преимущество метода имплантации перед кормлением и на амфибиях. Инъекции экстрактов также не применялись, поскольку для их изготовления требуется большое количество материала; кроме того, при экстрагировании активность отдельных частей железы может быть уменьшена неравномерно.

Предполагалось, что пересаженные кусочки, подвергаясь постепенному разрушению, обеспечат постепенное выхождение гормонов гипофиза из имплантата. Для учета их действия, в зависимости от материала, применялись различные индикаторы, которые указываются в соответствующих местах работы.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

1. Влияние «эозинофильной зоны» передней доли гипофиза на рост и метаморфоз головастиков

Как выше указано, опыты на личинках амфибий, являвшихся объектом во многих предшествующих работах, позволяют оценить действие различных частей передней доли на рост и дифференцировку. Первоначально исследовалось влияние «эозинофильной зоны». Первая группа опытов (серия I) была поставлена на 300 однородных головастиках Rana temporaria на стадии недифференцированной почки задней конечности. Все личинки содержались в больших четырехугольных аквариумах; пища давалась в изобилии, вода регулярно менялась. В начале опыта половине головастиков в брюшную полость были имплантированы кусочки (1.5 мг) «эозинофильной зоны»; остальные головастики служили контролем. В дальнейшем, последовательно, с пятидневными интервалами, из опытной и контрольной группы убивалось по 20 головастиков. Таким путем представлялось возможным проследить динамику изменений в развитии личинок. При вскрытии учитывались вес и размеры всего головастика, вес хвоста и задней конечности. 15 дней спустя были п ставлены еще два таких же опыта (серии II и III) на вновь взятых из природы головастиках, находившихся на более поздней стадии развития. На основании этих опытов имелось в виду выявить особенности реакции в зависимости от возраста головастиков; 20 головастиков

Таблица 1

Изменение веса (в мг) всего головастика, хвоста и задней конечности при имплантации вещества «эозинофильной зоны» передней доли гипофиза

Индикаторы	Дни от начала опыта	I серия		II серия		III серия	
		Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Весь головастик	0	201.7	201.7	—	—	—	—
	5	297.5	289.6	450.0	450.0	—	—
	10	366.7	438.6	513.0	512.0	—	—
	15	470.5	667.0	478.0	765.0	701.0	701.0
	20	555.0	897.5	412.0	782.0	574.0	684.4
	25	335.0	880.0	244.1	452.5	321.3	625.5
	30	242.0	612.5	223.3	343.3	292.7	415.6
Хвост	0	40.5	40.5	—	—	—	—
	5	62.9	59.9	98.0	98.0	—	—
	10	63.5	81.3	111.5	121.0	—	—
	15	106.0	117.4	110.0	182.0	145.0	145.0
	20	99.0	173.0	100.0	166.0	140.0	157.0
	25	68.0	185.0	16.5	90.0	57.8	134.0
	30	2.7	63.3	0.0	9.3	5.2	70.4
Задняя конечность	0	0.1	0.1	—	—	—	—
	5	0.4	1.0	2.2	2.2	—	—
	10	1.2	2.3	3.4	4.1	—	—
	15	2.7	4.7	6.7	9.9	7.3	7.3
	20	5.4	10.0	14.0	13.6	13.0	17.0
	25	11.0	16.7	24.1	25.0	21.4	17.8
	30	24.0	32.1	22.8	29.4	29.1	19.6

убивалось в начале каждого опыта, чтобы иметь возможность охарактеризовать исходное состояние опытного материала. Полученные во всех трех сериях данные обрабатывались путем вычисления средних величин по каждому индикатору. Данные по весу приведены в табл. 1.

Характер изменения веса и тела и отдельных органов у опытных и контрольных головастиков одинаков. У тех и других период усиленного роста сменяется в дальнейшем фазой резорбции (метаморфоз). Отличие в развитии тех и других заключается в следующем. Вслед за коротким начальным периодом, когда скорость роста еще одинакова, под влиянием вещества «эозинофильной зоны» скорость роста резко повышается. В результате, к моменту «кульминационной» фазы, опытные личинки достигают значительно бо́льших размеров, чем контрольные. Увеличение веса и размеров головастиков под действием пересаженных кусочков «эозинофильной зоны» происходит за счет действительно более быстрого роста органов, а не накопления воды. На это указывает сохранение различия между опытом и контролем и по весу сухого вещества.

Например, на 20-й день опыта вес сухого вещества составляет в мг:

	I серия		II серия	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Весь головастик	56.2	88.7	41.5	77.8
Хвост	9.1	15.2	9.0	15.1

В дальнейшем, с наступлением метаморфоза, разница между опытными и контрольными головастиками выявляется еще резче, так как последние переходят в стадию метаморфоза. Превращение опытных личинок, в связи со стимуляцией роста, сильно тормозится независимо от того, на какой стадии развития были взяты личинки для опыта. Разница обнаруживается и в случае пересадки гипофиза головастикам, вступившим в фазу естественного превращения (серия III). Стимуляция роста и торможение метаморфоза еще более резко выра-

жены в том случае, если, спустя 5 дней после первой имплантации, второй раз пересаживается такой же кусочек свежего вещества «эозинофильной зоны».

Окончательные размеры сформированных лягушат также значительно больше, чем контрольных. Важно отметить, что, несмотря на значительную степень стимуляции роста, пропорциональность в развитии головастиков не нарушается и сохраняется у сформированных сеголеток.

Суммируя полученные данные, можно сказать, что эозинофильные элементы передней доли форсируют рост и одновременно оказывают задерживающее влияние на связанные с метаморфозом процессы дифференциации.

Многочисленные повторные опыты, проведенные нами в течение двух сезонов, подтвердили изложенные выше данные. Ввиду их полного совпадения с предыдущими, мы не будем их касаться.

Остановимся лишь на представляющем методический интерес опыте, в котором параллельно испытывался метод имплантации и кормления. Одним головастикам (25 особей) имплантировались, как обычно, кусочки по 1.5 мг вещества «эозинофильной зоны», другим та же ткань скармливалась в увеличенном в два раза количестве, чтобы внести поправку на неполноту поедания. Опыты шли параллельно на головастиках ранней и более поздней стадии. Результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2

Развитие головастиков в зависимости от метода введения вещества «эозинофильной зоны» передней доли гипофиза

Продолжительность	Серии	Вес, в мг			Длина, в мм		
		Всего головастика	Хвоста	Конечности	Всего головастика	Хвоста	Кишечника
Опыт I 10 дней	Контроль	218.6	42.9	—	26.9	17.7	70.4
	Кормление	196.4	41.2	—	27.4	18.2	75.6
	Имплантац.	383.3	88.3	—	31.0	20.0	83.7
Опыт II 15 дней	Контроль	273.3	49.9	1.7	30.5	20.3	98.2
	Кормление	215.6	45.6	1.6	29.4	18.5	85.3
	Имплантац.	332.9	52.3	3.0	32.6	20.9	95.2

Нетрудно видеть, что *при имплантации*, как обычно, имеет место отчетливая стимуляция роста, тогда как *при скармливании* эффект полностью отсутствует.

Отмеченное выше, наряду с стимуляцией роста, явление торможения метаморфоза головастиков при введении вещества «эозинофильной зоны» было подвергнуто дальнейшему изучению. Вариируя основной опыт, мы испытали действие имплантации «эозинофильной зоны» на фоне ускоренного метаморфоза головастиков, рассчитывая, что в этих условиях торможение метаморфотических процессов выявится еще более отчетливо. Эти новые опыты в зависимости от способа ускорения метаморфоза составили две группы:

1) пересадки «эозинофильной зоны» передней доли гипофиза головастикам, вступившим в кульминационную стадию метаморфоза в связи с усиленной функцией собственной щитовидной железы;

2) такие же пересадки головастикам, превращение которых ускорялось помещением их во взвесь препарата щитовидной железы.

Как и ранее, кусочки «эозинофильной зоны» имплантировались в брюшную полость головастиков (вид Rana temporaria). Нормальные головастики того же возраста служили контролем. Каждая группа состояла из 15—25 особей. Когда между опытными и контрольными личинками обнаруживались достаточно отчетливые различия, все они одновременно умерщвлялись; оценка стадии развития производилась на основании обычных индикаторов.

В табл. 3 приведены результаты опыта на естественно метаморфозирующих головастиках.

Таблица 3

Влияние вещества «эозинофильной зоны» на развитие головастиков, находящихся в кульминационной стадии метаморфоза

Дни от начала опыта	Серии	Вес, в мг		Длина, в мм		
		Всего головастика	Хвоста	Всего головастика	Хвоста	Кишечника
0	Исходный материал	701.0	145.0	41.9	27.0	166.3
10	Контроль	321.3	57.8	29.2	17.8	45.3
	Опыт	625.5	134.0	41.1	28.2	115.2
15	Контроль	292.7	5.2	14.2	2.2	26.0
	Опыт	415.5	70.4	31.0	18.0	49.0

Сравнение контрольных головастиков с исходным материалом уже на 10-й день показывает наличие интенсивно протекающего метаморфоза, который на 15-й день завершается (см. размеры кишечника и хвоста). У подопытных головастиков метаморфоз резко тормозится, хотя полностью и не приостанавливается.

В табл. 4 приведены результаты опыта, в котором ускорение метаморфоза вызывалось путем помещения личинок во взвесь тиреодина слабой концентрации.

Таблица 4

Влияние вещества «эозинофильной зоны» на тиреоидизированных головастиков

Концентрация тиреоидина	Серии	Вес, в мг		Длина, в мм		
		Всего головастика	Хвоста	Всего головастика	Хвоста	Кишечника
1 : 300 000	Контроль	133.4	40.8	24.8	16.4	25.2
	Опыт	166.4	39.4	26.3	17.9	30.8
1 : 500 000	Контроль	190.0	37.5	29.0	17.2	68.7
	Опыт	290.2	55.0	31.0	19.7	82.5
1 : 1 000 000	Контроль	197.5	41.7	28.2	17.7	64.4
	Опыт	265.0	57.0	30.4	20.2	76.0

Сравнение с исходным состоянием (мы не приводим этих данных во избежание громоздкости таблицы) показывает, что контрольные головастики, содержавшиеся в тиреоидине, значительно метаморфозировали (особенно в наибольшей концентрации тиреоидина). При имплантации кусочков «эозинофильной зоны», как и ранее, метаморфоз сильно тормозится, причем эффект обнаруживается в большей степени при наименьшей концентрации. Таким образом, торможение метаморфоза при имплантации вещества «эозинофильной зоны» имеет место и в тех случаях, когда головастики находятся в кульминационной стадии естественного превращения или оно искусственно ускоряется.

Следовательно, свойство эозинофильных элементов передней доли тормозить процесс метаморфоза удается столь же отчетливо показать при различных вариациях основного опыта. Этот эффект вне всякого сомнения стоит в связи со стимуляцией роста, являющегося антагонистом явлений дифференцировки, из которых слагается процесс превращения. Чтобы полностью исключить сомнения в правильности этого вывода, оставалось проверить мнение некоторых авторов, в частности Уленгута (1927), который считал, что задержка метаморфоза при

действии передней доли объясняется примесью вещества задней доли гипофиза. В связи с этим мы поставили опыты, в которых головастикам имплантировалась ткань задней доли гипофиза (как и ранее, использовались железы крупного рогатого скота). Варьируя дозировки и продолжительность наблюдений, мы ни в одном случае не констатировали торможения метаморфоза как естественного, так и искусственно ускоренного.

Результаты всех описанных выше опытов, имевших целью установить характер морфогенетического действия эозинофильных элементов передней доли на личинок бесхвостых амфибий, согласно показывают, что локализированный и, очевидно, образующийся в них гормон специфически стимулирует процесс роста всего организма и отдельных органов. Как вторичное явление, при этом наблюдается торможение резорбции и дифференцировки, составляющих в совокупности процесс превращения личинки в дефинитивную форму. Отсюда в предварительной форме можно сделать вывод о том, что эозинофильные клетки передней доли являются источником образования гормона роста. Подтверждение этого вывода может быть получено путем постановки дальнейших опытов, имеющих целью, с одной стороны, испытание действия базофильных элементов, а с другой — проверку полученных на головастиках данных на других объектах.

2. Влияние «базофильной зоны» передней доли гипофиза на метаморфоз и щитовидную железу головастиков

Изучение действия на головастиков ткани «базофильной зоны» проводилось аналогичным образом. С целью сопоставления получаемых при этом результатов с действием эозинофильных элементов включались параллельные группы опытных животных, которым имплантировались кусочки вещества «эозинофильной зоны». Результаты одного из опытов, поставленного на головастиках Rana temporaria, приведены в табл. 5.

Таблица 5

Развитие головастиков при имплантации эозинофильных и базофильных элементов передней доли гипофиза

Дни от начала опыта	Серии	Вес, в мг			Длина, в мм		
		Всего головастика	Хвоста	Задней конечности	Всего головастика	Хвоста	Кишечника
0	Исходный материал	259.3	71.3	2.4	31.4	19.3	94.7
5	Контроль	317.0	66.0	4.2	31.4	21.1	99.5
	«Эозинофильная зона	318.0	86.5	6.3	35.7	23.3	117.3
	«Базофильная зона»	225.3	36 7	7.1	21.9	15.0	26.3
10	Контроль	420.0	83.0	9.5	34.1	22.9	111.4
	«Эозинофильная зона»	547.0	99.5	9.5	36.8	24.2	121.1
	«Базофильная зона»	148.3	16.8	6.6	19.8	10.2	25.7

Полученные данные показывают следующее. В то время как имплантация вещества «эозинофильной зоны», как и ранее, вызывает отчетливую стимуляцию роста и задержку метаморфоза, пересадка вещества «базофильной зоны» приводит к ускорению метаморфоза: вес тела уменьшается, хвост быстро резорбируется, кишечник уже на 5-й день укорачивается до минимального предела. Иными словами, наблюдается типичная картина ускоренного метаморфоза, ана-

логично тому, как это имеет место при действии препаратов щитовидной железы. Подобный эффект был получен нами также в опытах на личинках лягушек других видов и тритонах.

Следовательно, в «базофильной зоне» передней доли гипофиза содержится вещество, ускоряющее метаморфоз. Действие базофильных и эозинофильных элементов передней доли на рост и развитие амфибий прямо противоположно. В связи с этим, естественно, возникает необходимость постановки экспериментов, в которых бы те и другие действовали одновременно. Такие опыты были проведены на однородных по размерам и стадии развития головастиках Rana temporaria. Одним головастикам одинаковые по весу кусочки обеих «зон» передней доли имплантировались одновременно, другим — такие же кусочки имплантировались порознь (в серии по 20 личинок). Через 7 дней головастики, включая неоперированный контроль, были убиты. Результаты представлены в табл. 6.

Таблица 6

Влияние на развитие головастиков одновременной имплантации вещества «эозинофильной» и «базофильной» зоны передней доли гипофиза

Серии	Вес, в мг			Длина, в мм		
	Всего головастика	Хвоста	Задней конечности	Всего головастика	Хвоста	Кишечника
Контроль	233.3	34.4	1.9	29.9	16.4	74.3
«Базофильная зона»	160.0	22.0	2.7	22.5	12.7	27.4
«Эозинофильная» + «базофильная зоны»	187.7	24.6	2.1	22.8	13.7	38.0
«Эозинофильная зона»	296.1	35.8	2.4	30.7	18.2	78.9

При пересадке одной «базофильной зоны», как и ранее, отчетливо ускоряется метаморфоз: кишечник укорачивается, частично резорбируется хвост, уменьшается вес головастика. В том же случае, когда одновременно вводится кусочек «эозинофильной зоны», интенсивность эффекта снижается; наблюдается как бы «нейтрализация» метаморфогенного действия «базофильной зоны». Эти данные весьма важны в том отношении, что указывают путь к объяснению тех различий в морфогенетическом эффекте, которые получаются при испытании экстрактов из целой передней доли.

Если принять во внимание нормальное соотношение в размерах базо- и оксифильной частей в передней доле бычьего гипофиза (вторая по весу в 30 раз больше первой), при использовании суммарного экстракта действие «базофильной зоны» может быть совсем подавлено. В связи с нарушением типичных соотношений, вызываемых теми или иными факторами, при изготовлении экстрактов из таких измененных гипофизов естественно ожидать колебаний в характере их действия. Здесь может оказывать влияние и такой побочный фактор, как длительность хранения сырья до приготовления экстрактов. В своих опытах мы неоднократно отмечали, что при более длительном хранении гипофиза (до 1 суток) его активность начинает постепенно «ослабевать», вероятнее всего в связи с начавшимся аутолизом. При этом ткань «эозинофильной зоны» теряет свою активность быстрее.

Исходя из вышеописанных данных об ускорении метаморфоза головастиков под влиянием пересаженной в полость тела ткани «базофильной зоны» передней доли, далее естественно было поставить вопрос о механизме этого действия. А priori казалось вероятным предположение, что ускорение метаморфоза веществом «базофильной зоны» связано с локализированным в этой области гипофиза тиреотропным гормоном, активирующим собственную щитовидную железу

опытных животных (головастиков). Спауль (1930), правда, считает, что у аксолотлей метаморфоз может быть вызван введением экстракта из передней доли независимо от щитовидной железы. Однако в ряде работ других исследователей, в частности Уленгута, развивается иная точка зрения, что метаморфоз личинок амфибий при введении передней доли может быть осуществлен только путем активации щитовидной железы. Поскольку влияние отдельных частей передней доли гипофиза на тиреоидный аппарат личинок амфибий до сих пор не исследовано, мы провели гистологическое исследование материала из ранее описанных опытов (табл. 5). Как уже было указано, отчетливый эффект в смысле ускорения метаморфоза в этом случае был обнаружен уже через пять дней после имплантации «базофильной зоны». В этот момент, при вскрытии, у головастиков всех серий включающие тиреоидный аппарат ткани из области шеи фиксировались и затем исследовались на сериальных срезах (толщина среза 7 μ, окраска гемалаун-эозин или азакармин-Маллори). На максимальном срезе каждой доли щитовидной железы подсчитывалось количество фолликулов; устанавливались также размеры и площадь среза.

Таблица 7

Характеристика максимального среза через одну долю щитовидной железы головастиков при пересадке различных частей передней доли гипофиза

Серии	Длина железы, в μ	Ширина железы, в μ	Площадь, в μ²	Количество фолликулов	Высота эпителия, в μ	Внутренний поперечник фолликулов в μ
Контроль . .	354	139	190 793	18.5	4.12	27.80
«Эозинофильная зона» . .	309	150	165 384	24.0	5.68	18.42
«Базофильная зона»	407	286	376 994	20.5	10.32	15.46

Из табл. 7 видно, что размеры щитовидной железы головастиков, которым имплантировалось вещество «эозинофильной зоны», практически не отличаются от контроля. При имплантации тканей «базофильной зоны» размеры органа значительно увеличены, — приблизительно в два раза. В гистологическом строении щитовидных желез равным образом обнаруживаются резкие различия. Высота эпителия фолликулов при имплантации «базофильной зоны» достигает в среднем 10.32 μ, что необычно даже для периода наиболее высокой функции органа в процессе естественного превращения. Размеры клеток эпителия при пересадке «эозинофильной зоны» значительно ниже (5.68 μ) и мало отличаются от контроля (4.12 μ). Таким образом, тиреоидный аппарат этих головастиков, как и у контроля, находится в относительно покоящемся состоянии (на это указывает и окраска коллоида). Щитовидная железа головастиков при имплантации «базофильной зоны», напротив, находится в состоянии ярко выраженной гиперфункции. Наряду с увеличением размеров железы и высоты эпителия, сочетающимся с уменьшением размеров фолликулов, конфигурация последних резко изменена: они вытянуты параллельно длинной оси органа. Коллоид почти нацело резорбирован, его сильно вакуолизированные остатки окрашиваются в голубой и синий цвет (азан-Маллори). Налицо все признаки интенсивной функции.

Полученные данные прежде всего показывают, что базофильные элементы являются носителями тиреотропного гормона, тогда как в эозинофильных элементах он отсутствует. Таким образом, из двух существующих, основанных на косвенных данных, противоположных мнений о месте образования тиреотропного гормона: в эозинофилах (Клементс, 1932), или в базофилах (Цеквер, 1936 и др.), наши данные согласуются с последним.

Вместе с тем становится весьма вероятным предположение, что наблюдаемый при имплантации «базофильной зоны» метаморфоз является лишь следствием активации собственной щитовидной железы. Последние опыты Шварцбаха и

Уленгута (1933), а также Фигге и Уленгута (1933) показали невозможность получения метаморфогенного эффекта от передней доли на тиреоидектомированных личинках хвостатых амфибий.

3. Влияние эозинофильных и базофильных элементов передней доли гипофиза на рост и метаморфоз аксолотлей

Необходимость постановки опытов на аксолотлях вызывалась тем обстоятельством, что многие из предыдущих исследований по влиянию передней доли на метаморфоз были проведены на личинках хвостатых амфибий. Неметаморфозирующие в обычных условиях аксолотли, как объект, имеют то преимущество перед головастиками, что потенция их к росту, в связи с отсутствием превращения, более велика.

Как и в предыдущих опытах, вначале было изучено отдельно действие вещества «эозинофильной зоны». Экспериментальным материалом служили молодые аксолотли в возрасте 5 мес. Были поставлены две параллельные серии из аксолотлей, подобранных по весу и размерам. Опытным аксолотлям имплантировались кусочки «эозинофильной зоны» и «базофильной зоны» передней доли гипофиза в следующие сроки: в начале опыта, на 5-й, 25-й и 55-й день; вес имплантата составлял соответственно 10, 15, 25 и 40 мг. Процент гибели животных в результате операции, особенно при повторных имплантациях, был значительно выше, чем в опытах с головастиками. Общая продолжительность наблюдений составила 150 дней. Рост учитывался путем периодических (через 5 дней) взвешиваний всего животного и измерений ширины хвоста (уменьшение последней, наряду с другими признаками, служит хорошим критерием метаморфоза). Результаты представлены в табл. 8.

Таблица 8

Рост и метаморфоз аксолотлей при пересадке различных частей передней доли гипофиза

Дни от начала опыта	Вес аксолотля, в г			Ширина хвоста, в мм		
	Контроль	Базофильная зона	Эозинофильная зона	Контроль	Базофильная зона	Эозинофильная зона
0	25.9	26.7	25.9	27.0	27.0	27.0
10	27.1	33.3	35.4	27.0	28.0	30.0
20	29.8	41.6	47.1	28.0	30.0	35.0
30	32.1	45.7	54.4	29.5	32.0	36.0
40	32.8	42.4	65.6	29.5	27.0	39.0
50	34.2	41.5	75.2	30.0	25.0	40.5
60	36.4	48.0	97.5	30.5	20.0	44.0
70	43.0	54.8	118.5	31.5	17.0	47.0
80	44.8	56.5	142.9	31.0	16.5	48.0
90	50.5	57.0	148.2	32.0	16.0	50.0
100	55.2	51.0	154.2	32.5	15.0	50.0
110	52.4	48.5	166.7	32.5	15.0	51.0
120	56.6	54.1	172.6	32.0	15.0	52.0
130	53.7	47.7	175.2	32.0	15.0	52.0
140	54.4	47.7	183.8	32.0	15.0	49.0
150	54.5	47.4	180.2	32.0	15.0	48.0

«Эозинофильная» часть передней доли, как и в предыдущих опытах на головастиках, вызывает значительное ускорение общего роста. В течение всего времени аксолотли сохраняют типичный личиночный вид в отношении плавниковой каймы, хвоста, жабр (даже сильнее развитых, чем у контроля) и окраски (она темнее, чем у контрольных аксолотлей). У некоторых особей наблюдался диспропорциональный рост головы, иногда — укорочение туловища. В большинстве случаев однако пропорциональность в росте, по крайней мере с внешней стороны, сохранялась.

Пересадка аксолотлям вещества «базофильной зоны» сначала также приводит к некоторой стимуляции роста. Этот эффект, возможно, связан с начальными стадиями активации щитовидной железы, гормон которой в слабой концентрации оказывает стимулирующее влияние на рост. В дальнейшем (после 30-го дня) стимуляция роста сменяется явными симптомами метаморфоза: общий вес падает, плавниковая кайма рассасывается, жабры редуцируются, покровы линяют. Через 70 дней можно констатировать полное превращение аксолотля в амблистому.

Таким образом, результаты опытов на аксолотлях полностью совпадают с данными аналогичных экспериментов на головастиках. Элементы «эозинофильной зоны» стимулируют общий рост, тогда как элементы «базофильной зоны» (в связи с тиреотропным действием) вызывают и ускоряют метаморфоз. Представление о том, что оксифильные элементы передней доли вырабатывают гормон роста, а базофильные — тиреотропный гормон, получает новое подтверждение.

4. Влияние «базофильной зоны» передней доли гипофиза на щитовидную железу и перообразование у голубей

В предыдущем разделе были описаны результаты опытов по влиянию различных клеточных элементов передней доли на рост и развитие амфибий. Ими устанавливается, что наблюдающееся при пересадке «базофильной зоны» ускорение метаморфоза зависит от стимуляции собственного тиреоидного аппарата опытных животных. Таким образом, влияние гормонов базофильных элементов передней доли на морфогенетический процесс, в данном случае метаморфоз, осуществляется через посредство промежуточного звена, — щитовидной железы, т. е. таким же путем, как и при типичном развитии.

Другим, аналогичным случаем зависимости формообразования от щитовидной железы является, как известно, процесс развития оперения у птиц. Отличие последнего от метаморфоза амфибий заключается в том, что зависимость от функции тиреоидного аппарата не является, повидимому, столь тесной. Наличие гормональной индукции в этом случае доказывается такими данными: 1) в период линьки и перообразования активность щитовидной железы увеличивается; 2) при удалении щитовидной железы линька тормозится и 3) при введении гормона щитовидной железы линька и рост регенерирующих перьев ускоряются.

Изучив морфогенетическую активность различных частей гипофиза на амфибиях, при постановке аналогичных опытов на птицах мы основывались на следующих соображениях. Как доказывают опыты на головастиках, в «базофильной зоне» передней доли содержится активирующий щитовидную железу тиреотропный гормон. В том случае, если он оказывает аналогичное действие на щитовидную железу птиц, можно ожидать изменений в течение формообразовательных процессов, связанных с деятельностью щитовидной железы (перообразование).

Постановка на птицах опытов с влиянием различных частей передней доли представляла интерес еще и в том отношении, что предшествующие авторы использовали только суммарные экстракты. Так, Шокер (1931), инъецируя утятам суспензию целой передней доли, наблюдал гиперфункциональные изменения в щитовидной железе. Одновременно Ларионовым, Войткевичем и Новиковым (1931) были проведены аналогичные опыты на голубях. В результате длительных инъекций свежего экстракта передней доли в щитовидных железах опытных птиц имела место стимуляция секреторного процесса (разрастание клеток эпителия, вакуолизация и выведение коллоида). Изменений в перьевом покрове однако не было констатировано. Цель описываемых ниже опытов заключалась, таким образом, в установлении тех изменений в тиреоидном аппарате и формообразовании, которые вызываются у птиц при изолированном введении эозинофильных и базофильных частей передней доли гипофиза.

Кусочки той и другой весом около 70 мг имплантировались голубям пять раз в течение месяца. К началу опыта все птицы вступили в период естественной линьки. В целях точного учета ее течения выпавшие перья периодически собира-

лись и взвешивались. По окончании эксперимента было исследовано состояние эндокринных органов (табл. 9).

Таблица 9

Изменения в щитовидной железе и линьке при имплантации голубям различных частей передней доли гипофиза

Серии	Щитовидная железа			Выпавшие перья	
	Вес доли, в мг	Высота эпителия, в μ	Внутренний поперечник фолликулов, в μ	Вес, в мг	Количество маховых
Контроль	29.2	8.4	24.8	—	—
«Эозинофильная зона» . .	30.2	9.9	23.8	335	1.5
«Базофильная зона» . . .	96.0	14.0	19.4	875	2.5

Как и в опытах с головастиками, вес и гистологическая структура щитовидных желез у контрольных птиц и у птиц с пересадкой эозинофильной зоны одинаковы. Введение вещества «базофильной зоны», напротив, вызывает отчетливый тиреотропный эффект. Хотя щитовидная железа и у контрольных голубей, благодаря линьке, находится в фазе повышенной секреции, под влиянием гипофиза наблюдается дальнейшее резкое повышение функции. Высота эпителия достигает 14 μ — величины, в нормальных условиях у голубей нами никогда не отмечавшейся. Одновременно сильно уменьшается внутренний поперечник фолликулов; в некоторых из них имеются незначительные остатки сильно вакуолизированного коллоида, в большинстве же коллоид полностью отсутствует. В результате клетки эпителия, протоплазма которых сильно вакуолизирована, или соприкасаются апикальными концами или смещаются, благодаря чему эпителий становится как бы двуслойным. Межфолликулярная ткань разрастается, весь орган сильно васкуляризируется.

Чрезвычайно важно, что у голубей с активированной щитовидной железой процесс смены оперения ускорен: количество вылинявших перьев в два раза более, чем у птиц, получивших ткань «эозинофильной зоны» (линька контрольных птиц, к сожалению, точно не учитывалась, так как не было заметных различий с птицами, получившими ткань «эозинофильной зоны»).

Аналогичные соотношения обнаружились в последующих опытах, в которых учитывалась скорость регенерации перьев.

Не приводя полученных цифровых данных, укажем, что у контрольных птиц и у птиц с пересадкой «эозинофильной зоны» регенерация перьев протекает в одинаковые сроки. При имплантации «базофильной зоны» процесс регенерации сдвинут на более ранний срок: обнаруживается стимуляция регенерационного процесса, аналогичная наблюдаемой при даче щитовидной железы.

Суммируя полученные данные, можно сделать прежде всего тот вывод, что вещество «базофильной зоны» передней доли, будучи пересажено птицам, стимулирует деятельность тиреоидного аппарата аналогично тому, как это имеет место у амфибий. Вместе с тем можно считать установленным, что образующееся большое количество гормона щитовидной железы отражается на формообразовательном процессе, в данном случае на развитии оперения. Аналогичные результаты нами были получены также в опытах на цыплятах. В отношении влияния на перообразование ряд моментов остается пока невыясненным, в частности возможность тормозящего линьку влияния со стороны гормонов половых желез (см. по этому поводу Штрайх и Светозаров)[1].

Вопрос о механизме действия активного начала базофильной части гипофиза на перообразование получил дальнейшее освещение в следующих опытах.

---

[1] Предварительное изучение гонад опытных голубей показало заметное преобладание в весе семенников у птиц с пересадкой «базофильной зоны»: 996 мг против 452 мг в контроле и 389 мг при пересадке «эозинофильной зоны».

Аналогично тому, как это было сделано на амфибиях Уленгутом, представлялось необходимым выяснить, способен ли сецернируемый базофильными клетками тиреоактиватор действовать на перообразующую ткань непосредственно, или он действует только через посредство щитовидной железы. Решение этого вопроса требует постановки опытов параллельно на нормальных и тиреоидектомированных птицах.

В проведенных ранее опытах на голубях (Войткевич, 1936) было показано, что путем многократной активации щитовидной железы, достигаемой путем удаления нескольких последовательных генераций перьев, можно привести этот орган в состояние полного функционального истощения. Отсутствие образования тиреоидного гормона доказывается гистологическим исследованием и испытанием ткани щитовидной железы на головастиках, а также тем, что большая часть оперения у таких птиц теряет способность к развитию. Что последнее обусловливается именно отсутствием гормона щитовидной железы, а не истощением перообразующей ткани, доказывается, с одной стороны, гистологическим исследованием кожи (перьевые зачатки нормально сформированы), а с другой — опытами тиреоидизации: при введении препарата щитовидной железы рост перьев восстанавливается.

В описываемых ниже опытах было использовано несколько таких голубей с «истощенной» щитовидной железой. Все они характеризовались полным отсутствием перьевого покрова на туловище. Сохранение способности перьевых сосочков к росту предварительно было проконтролировано у некоторых птиц путем пересадки щитовидных желез нормального голубя. Через 7—8 дней появились пеньки, которые далее нормально развивались. Другим голубям имплантировались кусочки «базофильной зоны» передней доли (вес имплантата 200 мг). Как показали вышеописанные опыты на н о р м а л ь н ы х птицах, этого количества ткани гипофиза достаточно, чтобы стимулировать регенерацию перьев. В данном же случае все птицы с пересадкой гипофиза в течение месяца оставались такими же лишенными оперения, как и до начала опыта; рост перьев не имел места. Исследованная гистологически щитовидная железа этих голубей продолжала оставаться инактивной.

Таким образом, в случае, если базофильные элементы передней доли не активируют щитовидную железу, они не способны оказать влияния на перообразовательный процесс. Отсюда следует, что при реализации морфогенетического действия тиреотропного гормона наличие промежуточного звена — функционирующей щитовидной железы — является необходимым.

5. Испытание гонадотропного и тиреотропного действия «базофильной зоны» передней доли гипофиза в опытах на млекопитающих

В опытах имплантации базофильных элементов передней доли, поставленных на голубях, одновременно с ясно выраженным тиреотропным эффектом попутно было отмечено и гонадотропное действие (увеличение веса семенников вдвое по сравнению с контролем). Параллельные опыты с пересадкой эозинофильных элементов показали, что эта часть передней доли подобным действием не обладает. Естественным их продолжением явились опыты на млекопитающих, которые служат обычным материалом при изучении как гонадотропной, так и тиреотропной функции передней доли.

Как уже указывалось, в известных опытах Цондека и Ашгейма (1927, 1928) по вызыванию преждевременного полового созревания действием гипофиза, кусочки ткани передней доли имплантировались неполовозрелым самкам-мышам. В опытах Фосса и Леви (1928) ускоренное развитие половых желез наблюдалось при тех же условиях у молодых самцов-мышей. Эванс и Симпсон (1926), а также Штейнах и Кун (1928) получили аналогичные результаты при инъекции экстрактов передней доли молодым крысам.

В первой группе наших опытов были использованы инфантильные самки-мыши с средним весом 9.5 г. Одна серия состояла из животных, которым имплан-

тировались в брюшную полость кусочки весом 20 мг, вырезанные из «базофильной зоны» передней доли гипофиза быка; в другой серии аналогичным образом испытывалось вещество «эозинофильной зоны» (в каждой серии по 8 особей).

Результаты 100-часового теста представлены в табл. 10.

Таблица 10

Вес яичника и матки мышей при имплантации вещества передней доли

Серии	Яичник, в мг	Матка, в мг
Контроль	4.2	15.0
«Эозинофильная зона»	2.9	12.1
«Базофильная зона»	7.1	53.0

Таблица 11

Вес яичника и матки крыс при имплантации вещества передней доли

Серии	Яичник, в мг	Матка, в мг
Контроль	8.3	20.5
«Эозинофильная зона»	8.6	48.8
«Базофильная зона»	11.9	93.5

Введение вещества «базофильной зоны» дает отчетливый гонадотропный эффект: эструс, вес яичника в связи с гиперемией и ускоренным развитием фолликулов увеличен почти вдвое (прекрасно различимы «кровяные точки»), вес матки увеличен в несколько раз. При имплантации «эозинофильной зоны» различий с контролем нет, можно отметить даже некоторую депрессию половой системы.

В другой группе опытов использовались молодые крысы (средний вес 50 г, по пять особей в серии). Вес имплантата 70 мг, продолжительность опыта — 12 дней, в течение которых имплантация производилась дважды.

Эти данные подтверждают полученные на мышах результаты. При имплантации базофильных элементов яичник и матка сильно увеличены, микроскопически констатируется эстральная фаза. Некоторая стимуляция развития матки, наблюдаемая при имплантации эозинофильных элементов, может быть объяснена наличием в имплантате незначительного количества базофилов. Аналогичные опыты на крысах-самцах (того же возраста) дали негативный результат.

Третья группа опытов ставилась на морских свинках, являющихся, как известно, классическим тест-объектом при оценке тиреотропной активности передней доли. Методика этих опытов была аналогична предыдущим. Вес морских свинок 250—280 г, вес имплантата 200 мг, пересадка производилась в мышцы спины, продолжительность опыта — 4 дня. Данные по весу щитовидной железы и высоте эпителия фолликулов приведены в табл. 12.

При имплантации базофильных элементов имеет место отчетливый тиреотропный эффект: вес щитовидной железы увеличен, микроскопическая картина указывает на переход железы в состояние гиперфункции. При имплантации эозинофильных элементов никаких отличий от контроля нет. Одновременно с тиреотропным действием пересадка вещества «базофильной зоны» вызывала у морских свинок ясно выраженный гонадотропный эффект, о чем свидетельствует увеличение веса гонад и матки (табл. 13).

Таблица 12

Состояние тиреоидного аппарата морских свинок

Серии	Вес одной доли, в мг	Высота эпителия, в μ
Контроль	16.0	4.22
«Эозинофильная зона»	16.2	4.94
«Базофильная зона»	24.5	7.25

Таблица 13

Вес яичника и матки молодых морских свинок при имплантации вещества передней доли

Серии	Яичник, в мг	Матка, в мг
Контроль	22.5	301.0
«Эозинофильная зона»	16.2	283.0
«Базофильная зона»	29.5	675.0

На основании результатов всех опытов можно считать установленным, что базофильные клетки передней доли гипофиза являются тем морфологическим субстратом, с которым связано образование как гонадотропного, так и тиреотропного гормонов. Характерно, что при кастрации и при тиреоидектомии структура передней доли изменяется в одном направлении, — а именно в сторону гипертрофии или увеличения числа базофильных элементов. С другой стороны, Лезер (1935) показал, что при кастрации, наряду с повышенным содержанием гонадотропного гормона, в гипофизе удается констатировать и усиление его тиреотропного действия. При учете всех этих фактов, естественно, возникает вопрос, вырабатывают ли базофильные элементы два гормона, или же мы имеем дело в сущности с одним гормоном, различное действие которого зависит от свойств «реагирующих тканей». Решение этого вопроса осложняется наличием тесной зависимости между отдельными компонентами эндокринной системы. В изучаемом нами случае, в частности, нельзя исключить и такую возможность, что гонадотропный эффект является лишь вторичным феноменом, зависящим от активации щитовидной железы, поскольку известно, что тиреоидный гормон в слабой концентрации стимулирует развитие половых желез (Джаап, 1933; Арон и Бенуа, 1934; Ларионов, 1936). Не анализируя дальше вопроса о механизме действия гормонов базофильных элементов, в данный момент мы можем лишь с определенностью констатировать наличие, а вероятно и образование в базофилах как гонадостимулирующего, так и тиреотропного начала. В то же самое время несомненно, что оно отсутствует в эозинофильных лементах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

Поскольку полученные данные подвергнуты обсуждению в соответствующих разделах экспериментальной части, мы считаем необходимым в заключение лишь кратко резюмировать основные положения и выводы.

Изучение функции передней доли гипофиза занимает центральное место в современной эндокринологии. Одним из важнейших результатов исследований в этом направлении является доказательство того факта, что гормоны передней доли определяют степень функционирования других желез внутренней секреции, прежде всего — щитовидной и половых желез. Значение этих данных с биологической точки зрения велико особенно потому, что указанные компоненты эндокринной системы имеют непосредственное отношение к регулированию целого ряда процессов формообразования.

Многообразие функций и открытие большого числа гормонов передней доли, естественно, выдвинуло вопрос о связи их образования с отдельными клеточными элементами гипофиза. Разработка этой проблемы производилась, главным образом, двумя путями: 1) изучение изменений в структуре передней доли в характерные биологические периоды (в период роста, метаморфоза, полового созревания), а также при различных патологических состояниях и 2) вызывание экспериментальным путем тех или иных изменений в структуре гипофиза с последующей оценкой активности измененного органа.

Полученные таким путем данные требовали однако дальнейшего подтверждения в прямых опытах, в которых отдельные элементы гипофиза были бы разделены и подвергнуты дифференцированному тестированию. Исследование в этом направлении облегчалось тем обстоятельством, что клеточные элементы в передней доле гипофиза у некоторых животных распределяются неравномерно. У амфибий разделение на зоны лишь намечается в связи со скоплением базофильных клеток в центральной части железы. У птиц эта дифференцировка выражена более отчетливо: в задней части органа сосредоточены по преимуществу оксифильные клетки, в передней — базофильные. Наиболее ярко зональность выражена у млекопитающих.

При изучении морфогенетического действия отдельных, различающихся по строению, частей передней доли мы применяли метод имплантации свежей ткани, поскольку в этих условиях изменение свойств железы, неизбежное при инъекции экстрактов или кормлении, сводится к минимуму.

Первые опыты были проведены на личинках бесхвостых и хвостатых амфибий, с целью проследить одновременно изменения в росте и в ярко выраженных у этих животных процессах дифференциации (метаморфоз). Головастикам имплантировались небольшие кусочки передней доли, аксолотлям — имплантация большего количества вещества повторялась несколько раз. Полученные результаты были различны в зависимости от того, какая часть передней доли — базофильная или эозинофильная — пересаживалась. Вещество «базофильной зоны» вызывало ускорение метаморфоза головастиков и аксолотлей аналогично тому, как это имеет место при действии щитовидной железы. Вещество «эозинофильной зоны» стимулировало рост личинок и вызывало торможение метаморфоза. Последнее наблюдалось и в том случае, когда процесс превращения стимулировался препаратом щитовидной железы. Было также показано, что торможение метаморфоза не зависит от возможной примеси вещества задней доли, как это ранее полагали некоторые авторы.

При имплантации одним и тем же личинкам одновременно эозинофильных и базофильных элементов морфогенетический эффект, т. е. влияние на рост и метаморфоз, видоизменялся в зависимости от их соотношения. Этим обстоятельством, повидимому, и следует объяснить расхождения в результатах авторов, применявших экстракты из целой передней доли, поскольку соотношение отдельных элементов, а также степень их разрушения при изготовлении экстрактов могли быть различны. Вследствие этого введение целой передней доли в одних случаях действовало только на рост, в других — только на метаморфоз.

Гистологическое исследование щитовидной железы опытных личинок показало, что при имплантации вещества «базофильной зоны» имеет место ярко выраженное тиреотропное действие, отсутствующее при пересадке «эозинофильной зоны». Это заставляет предполагать, что влияние передней доли на метаморфоз осуществляется через щитовидную железу. Действительно, Уленгут (1933) никогда не получал метаморфоза у тиреоидектомированных животных, которым вводились препараты гипофиза.

Тиреотропный эффект при введении базофильных элементов в дальнейшем был получен и в опытах на птицах (голуби). Имплантация вещества базофильной зоны приводила к резкому усилению функции щитовидной железы: вес органа увеличивался, высота клеток возрастала, коллоид сильно вакуолизировался и затем выводился из фолликулов. Одновременно, очевидно в связи с повышением функции тиреоидного аппарата, наблюдались изменения в течение перообразовательных процессов: смена оперения у естественно линяющих птиц ускорялась, скорость регенерации перьев возрастала. Вещество «эозинофильной зоны» не оказывало заметного влияния ни на щитовидную железу, ни на процесс перообразования. Влияние базофильных элементов передней доли, как и в случае метаморфоза, осуществлялось через посредство щитовидной железы.

Способность вещества «базофильной зоны» активировать щитовидную железу была подтверждена также и в опытах на морских свинках.

В дальнейших опытах на инфантильных мышах было показано, что базофильные элементы передней доли, наряду с тиреотропным, обладают и гонадостимулирующим действием: после имплантации в брюшную полость небольших кусочков «базофильной зоны» наступает течка с соответствующими изменениями в гениталиях.

Совокупность полученных экспериментальных данных, согласующихся с рядом прежних исследований, позволяет сделать вывод, что образование основных гормонов передней доли гипофиза распределено между отдельными клеточными элементами следующим образом. Гормон роста вырабатывают эозинофильные клетки, тиреотропный и гонадотропный — базофильные клетки.

Полученные данные представляют интерес в плоскости учения о формообразовательной функции гормонов, поскольку деление и локализация гормонов передней доли оказались соответствующими их влиянию на два основных элемента развития животных — рост и дифференцировку. Процесс роста находится в зависимости от гормона, вырабатываемого оксифильными клетками,

процессы дифференцировки (метаморфоз, линька, созревание гонад) связаны с деятельностью базофильных элементов.

Подобное распределение формообразовательных функций между клеточными элементами гипофиза находится в соответствии с общепринятым положением о соотношении роста и дифференцировки при развитии животных. Это соотношение сводится к выраженному в той или иной степени взаимному исключению обоих процессов: при интенсивном росте отсутствует или медленно протекает дифференцировка, и обратно — прекращение или замедление роста сочетается с усиленной дифференцировкой. Отсюда понятно, почему регулирование гормонами гипофиза той и другой стороны развития возможно лишь при разделении этой функции между различными клеточными элементами передней доли, что и доказано в итоге всех приведенных нами исследований. Полученные результаты позволяют также сделать вывод, имеющий значение для практики. Поскольку, как установлено, отдельные различающиеся по строению части передней доли в зависимости от преобладания базофильных или эозинофильных элементов характеризуются различным, даже прямо противоположным действием, — это обстоятельство должно быть принято во внимание при изготовлении соответствующих эндокринных препаратов. Особенности строения используемого в качестве сырья бычьего гипофиза путем усовершенствования методов обработки должны быть учтены. Практикующаяся в настоящее время обработка целой передней доли должна быть заменена предварительным ее разделением на части, которые, ввиду резкого различия в их свойствах, должны обрабатываться отдельно.

Лаборатория механики развития
Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академия Наук СССР
Москва

Поступило
9. IX 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

1 Войткевич А., О некоторых закономерностях развития тиреоидного аппарата у высших позвоночных, Труды Ин-та морфогенеза, 3, 1935.
2 Войткевич А., К анализу значения щитовидной железы в процессе развития оперения, Труды Ин-та морфогенеза, 5, 1936.
3 Войткевич А., Исследование щитовидной железы в процессе метаморфоза, Труды Ин-та морфогенеза, 5, 1936.
4 Ларионов В. Ф., О двухфазном действии гормона щитовидной железы на развитие цыплят, Труды Ин-та морфогенеза, 5, 1936.
5 Штрайх Г. и Светозаров Е., Факторы, определяющие процесс смены оперения, Известия АН (сер. биол.), 2, 1937.
6 Allen B., Effect of extirpation of the anterior lobe of hypophysis of Rana pipiens, Biol. Bull., 32, 1917.
7 Allen B., Extirpation of hypophysis and thyroid gland in Rana pipiens, Anat. Rec., 2, 1917.
8 Allen B., The influence of thyroid and hypophysis removal upon general body growth and the development of the limbs of Rana and Bufo, Anat. Rec., 14, 1918.
9 Allen B., The relation of pituitary and thyroid gland of the Bufo and Rana to iodine and metamorphosis, Biol. Bull., 34, 1919.
10 Allen B., Results of extirpation of both thyroid and pituitary glands in tadpoles of Bufo and Rana, Anat. Rec., 16, 1919.
11 Aron M. et Benoit J., Sur le conditionnement du développement testiculaire chez les oiseaux; rôle de la thyroïde, C. R. Soc. Biol., 116, Paris, 1934.
12 Ellison E. a. Wolfe J., The effect of castration on the anterior hypophysis of the female rat, Endocrin, 18, 1934.
13 Evans H. a. Simpson M., Effects of anterior hypophyseal extracts on the male, Anat. Rec., 32, 1926.
14 Evans H. a. Simpson M., Experimental gigantism-differential effect of anterior hypophyseal extract on normal and gonadectomized males and females, Anat. Rec., 35, 1927.
15 Evans H. a. Simpson M., Antagonism of growth and sex hormones of the anterior hypophysis, Journ. Amer. Med. Ass., 91, 1928.
16 Evans H., Meyer K. a. Simpson M., The growth and gonadstimulating hormones of the anterior hypophysis, Memoirs Univ. Calif., 11, 1933.
17 Figge F. a. Uhlenhuth E., Further experiments on the thyreoactivator, Physiol. Zool., 6.

[18] Hill R. a. Parkes A., Hypophysectomy of birds. III. Effects on gonads, accessory organs and head furnishing, Proc. Roy. Soc., 116, London, 1934.
[19] Houssay B. a. Giusti L., Fonction sexuelle, hypophyse et hypothalamus chez le crapaud, C. R. Soc. Biol,, 104, 1930.
[20] Houssay B. a. Giusti L., Sexual functions, pituitary and diencephalon in toads, Rev. Soc. argent. Biol., 6, 1930.
[21] Ingram W., Interrelation of pituitary and thyroid in metamorphosis of neotenic amphibians, Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 25, 1928.
[22] Jaap R., Testis enlargement and thyroid administration in ducks, Poultry Sci., 5, 1933.
[23] Clements D., Comparative histological studies of the thyroids and pituitaries in frog tadpoles in normal and accelerated metamorphosis, Journ. Roy. Micr. Soc., 52, 1932.
[24] Larionov W., Woitkewitsch A. u. Nowikow B., Der Einfluss der Hypophyse auf die Schilddrüse bei Tauben, Ztschr. vgl. Physiol. 14, 1931.
[25] Loeb L. a. Bassett R., Effect of hormones of anterior pituitary on thyroid gland in the guinea pig, Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 26, 1929.
[26] Loeser A., Die schilddrüsenwirksame Substanz des Hypophysenvorderlappens. I. Naunyn-Schmied. Arch., 176, 1934.
[27] Loeser A., Schilddrüse und Ovarien, Klin. Wchschr., 1, 1935.
[28] Mitchell J., Experimental studies of the bird hypophysis. 1. Effects of hypophysectomy in the brown leghorn fowl, Physiol. Zool., 2, 1929.
[29] Schockaert J., Enlargement and hyperplasia of the thyroids in the young duck from the injection of anterior pituitary, Am. Journ. Anat., 43, 1932.
[30] Steinach E. u. Kun H., Die entwicklungsmechanische Bedeutung der Hypophysis als Aktivator der Keimdrüsensekretion. Versuche an infantilen eunochoiden und senilen Männchen, Med. Klin, 24, 1928.
[31] Schwartzbach S. a. Uhlenhuth E., The morphology and physiology of the salamander thyroid gland. VII. The effect of the thyreo-activator on thyreoidectomized animals, Physiol. Zool., 6, 1933.
[32] Smith P., Experimental ablation of the hypophysis in the frog embryo, Science, 5, 1916.
[33] Smith P., The effect of hypophysectomy in the early embryo upon growth and later development in the frog, Anat. Rec., II, 1916.
[34] Smith P., The pigmentary, growth and endocrine disturbances induced in the anuran tadpoles by the early ablation of the pars buccalis of the hypophysis, Amer. Anat. Mem., II, 1920.
[35] Smith P. a. Smith I., The topographical separation in the bovine anterior hypophysis of the principal reacting with the endocrine system from that controlling general body growth, with suggestions as to the cell types elaborating these incretions, Anat. Rec., 25, 1923.
[36] Smith P. a. Mac Dowell E., On hereditary anterior pituitary deficiency in the mouse, Anat. Rec., 46, 1930.
[37] Smith P., The experimental feeding of fresh anterior pituitary substance to the hypophysectomized rat, Amer. Journ. Physiol., 81, 1927.
[38] Smith P., Severinghaus A. a. Leonard, The effect of castration upon the sexstimulating potency and the structure of the anterior pituitary in rabbits, Anat. Rec., 57, 1933.
[39] Spaul E., Accelerated metamorphosis of frog tadpoles by injection of extract of anterior lobe pituitary gland the administration of iodine, Brit. Journ. exp. Biol. 1, 1924.
[40] Spaul E., Experiments of the injection of pituitary body (anterior lobe) extracts to axolotls, Brit. Journ. Exp. Biol., 2, 1924.
[41] Spaul E., On the activity of the anterior lobe pituitary, Brit. Journ. Exp. Biol., 7, 1930.
[42] Spaul E., The distribution of biological activity in the anterior pituitary of the ox, Brit. Journ. Exp. Biol., 7, 1930.
[43] Uhlenhuth E. a. Schwartzbach S., The morphology and physiology of the salamander thyroid gland. II. The anterior lobe of the hypophysis as a control mechanism of the function of the thyroid gland, Brit. Journ. Exp. Biol., 5, 1927.
[44] Uhlenhuth E. a. Schwartzbach S., Anterior lobe substance, the thyroid stimulator. III. Effect of anterior lobe substance on thyroid-gland, Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 26, 1928.
[45] Uhlenhuth E. a. Schwartzbach S., Anterior lobe substance, the thyroid stimulator. IV. Effect in the absence of thyroid gland, Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 26, 1928.
[46] Uhlenhuth E., Anterior lobe, the thyroid activator, Anat. Rec., 42, 1929.
[47] Voss, H. u. Loewe S., Geschlechtsprägmente Wirkung des Hypophysenvorderlappens am Männchen, Pflügers Arch., 218, 1928.
[48] Zeckwer I., Thyreotropic effect of pituitaries from cretin rats. Amer. of Journ. Physiol., 117, 1936.
[49] Zondek B. u. Aschheim S., Das Hormon des Hypophysenvorderlappen, Klin. Wchschr., 6, 1927.
[50] Zondek B. u. Aschheim S., Hypophysenvorderlappen und Ovarium, Beziehungen der endocrinen Drüsen zur Ovarialfunktion, Arch. Gynäk., 130, 1927.
[51] Zondek B. u. Aschheim S., Ovulation in der Gravidität ausgelöst durch Hypophysenvorderlappenhormon, Endocrinologie, 1, 1928.

A. A. WOITKEWITSCH. MORPHOGENETIC ROLE OF THE HYPOPHYSIS IN CONNECTION WITH LOCALIZATION OF BASIC HORMONS OF THE ANTERIOR LOBE

SUMMARY

The multiformity of the functions and the discovery of a great number of hormons of the anterior lobe have naturally brought forward the question of the connection of their formation with the separate cell elements of the pituitary body. The task of solving this problem was mostly conducted in two ways: 1) the study of the changes in the structure of anterior lobe at characteristic biological periods (during the period of growth, of metamorphosis, of moulting, of sexual function, etc.), as well as in different pathological states, and 2) the inducement in an experimental way, of these or other changes in the structure of the pituitary, subsequently determining the activity of the organ altered. At the same time the change of the structure of the basophil cells are to be observed (appearance of granulation). According to Smith's (1930) data, with insufficient growth, for instance, in dwarf mice no eosinophile cell elements are to be found in the anterior lobe. On the contrary in acromegalia in man «eosinophil adenomata» is often observed.

The second trend of the research noted above provided a number of important findings. Thus, the increase of the number, or of the size, of the basophil cells arising in castration was found to be accompanied by a strengthening of the gonadotropic activity of anterior lobe. By thyroid removal the eosinophils disappear, but the thyreothropic function is preserved (Zeckwer, 1936). These date allow us to assume that both the thyreothropic, as well as the gonadotropic hormons of anterior pituitary are formed in the basophil cells. They require, however, further confirmation in direct experiments, in which the separate elements of the anterior hypophysis would be divided and subjected to a differentiated biological test. Research in this direction is facilitated by an unequal distribution of cell elements in the anterior lobe of some animals. In birds this differentiation is quite clearly expressed: in the posterior part of the anterior lobe the eosinophil cells are chiefly concentrated, and in the anterior part — the basophile ones. Zonality is most strikingly expressed in mammals.

These peculiarities of structure of the ox anterior lobe allow us to separate sufficiently well the basophil and eosinophil cells one from the other. If small bits are taken from the most central part of the «basophil zone», the admixture of eosinophil elements is so small, as to be of no practical importance whatever. The use of the most outer parts of the organ for isolating the eosinophil elements guaranties the presence of the basophil cells in such a negligeable amount that it can hardly influence the results.

The first experiments were conducted on Anura and Urodela larvae in order to observe simultaneously the change in growth and in the processes of differentiation (metamorphosis) markedly expressed in these animals. Small bits of the anterior lobe (1.5—2.0 mg) were implanted into tadpoles; for axolotles — implantation of a greater amount of substance was repeated several times. The results obtained differed respectively depending on what part of the anterior lobe, — the basophil or the eosinophil one, — was transplanted. The substance of the «basophil zone» provoked an accelaration of the metamorphosis of tadpoles and of axolotls, the same as it occurs under the action of the thyroid gland. The substance of the «eosinophil zone» stimulated the growth of the larvae and caused a retarding of the metamorphosis.

When eosinophil and basophil elements are similtaneously implanted into the same larva the morphogenetic effect, i. e. the influence upon growth and metamorphosis, altered depending on their correlation.

Histological investigation of the thyroid gland of experimental larva has shown that when implanting of the «basophil zone» there occurs a clearly expressed thyreotropic action, which is absent when the «eosinophil zone» is transplanted.

The thyreotropic effect when introducing the basophil elements was further obtained in experiments with birds (pigeons) and mammalia.

In experiments on infantile mices was demonstrated the fact that on an equal level with the thyreotropic elements, the basophile ones of the anterior lobe also possess a gonadostimulating action: after implantation of small bits of the «basophil zone» into the abdominal cavity, rut occurs with corresponding changes in the genitalia. Implantation of small bits of the «eosinophil zone» of the same size does not occasion any changes in the genital system.

The totality of experimental data obtained being in keeping with a number of former researches allows to draw the following deduction: the formation of the chief hormons of the anterior lobe of the pituitary body (hypophysis) is distributed between the separate cell elements in this way: the eosophil cells produce the hormon of growth, while the basophil cells produce the thyreotrop and the gonadotrop hormons.

The data obtained represent considerable interest for the teaching about the shape-forming function of the hormons, inasmuch as the division and localisation of the hormons of the anterior lobe were found to correspond with their influence upon the two fundamental elements of the development of animal-growth and differentiation. The process of growth depends on the hormon produced by the oxyphile cells, whereas the processes of differentiation (metamorphosis, moulting, maturing of gonads) are all connected with the activity of basophil elements.

Such a distribution of the shape-forming functions between the cell elements of the pituitary body (hypophysis) is in correspondence with the universally adopted statement about the relation of growth and differentiation in the development of animals. This relation leads in one or in another degree to a mutual exclusion of both processes: with intensive growth there is no differentiation, or it proceeds very slowly, and on the contrary, discontinuance or retarding of growth is combined with increased differentiation. From this may be understood why the regulation by the hormons of the pituitary body (hypophysis) of one or of another side of development is only possible when this function is divided between the different cell elements of the anterior lobe; this is proved by the sum-total of all the researches made by us.

As it was established that separate parts of the anterior lobe differing in structure and depending on the predominence of basophil or of eosinophil elements, are characterized by a different, even by a quite opposite action, — attention should be paid to this circumstance when making the corresponding endocrine preparation. The structural peculiarities of the pituitary body (hypophysis) of the ox used as raw stuff should be accounted for when improving the methods of treatment.

The treatment of a whole anterior lobe, as it is practised at present, should be replaced by a preliminary division of the latter into separate parts. In view of the sharp difference in their properties they should be treated each separately.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Н. И. ДРАГОМИРОВ

КОРРЕЛЯЦИЯ В РАЗВИТИИ ЭКТОДЕРМАЛЬНЫХ ЗАЧАТКОВ ГЛАЗА *

(Представлено академиком **И. И. Шмальгаузеном)**

ВВЕДЕНИЕ

Когда говорят о закономерностях эмбрионального развития, обычно имеют в виду прогрессивное усложнение организации зародыша. Действительно, эмбриогенез характеризуется образованием разнородных зачатков, которые возникают в определенных пространственных соотношениях и развиваясь образуют комплексные органы и системы органов. Развитие всех частных структур в организме координировано, и нас занимает прежде всего динамика этой координации.

Несмотря на крупные успехи экспериментальной эмбриологии, представления об организующих факторах слишком расплывчаты; именно в этой области идеалисты все еще находят почву для пропаганды своих антинаучных взглядов. Материалистический анализ интеграции в развитии особи настойчиво необходим, и изучение различных форм взаимодействия частей является надежным путем для этого анализа.

Академик И. И. Шмальгаузен в своем новом труде (1938) отчетливо показывает актуальность и перспективы такого подхода. Целостность особи не является статическим понятием; организм развивается как целое, и процесс интеграции в такой же мере подлежит исследованию, как и дифференцировка. Наличие интегрирующих факторов в онтогенезе является результатом исторического развития и, в свою очередь, должно находить отражение в дальнейшей эволюции.

Для правильного понимания индивидуального развития, как единого процесса, очевидно нужно выяснить все те взаимоотношения, которые, изменяясь от стадии к стадии, определяют качественное различие частей и обусловливают их соподчинение. К сожалению, мы еще очень далеки от этого.

Наиболее продвинулось, понятно, изучение факторов эмбрионального развития в тех группах животных, где детерминационные процессы растянуты во времени. Относительно позвоночных установлено, что дробление яйца не детерминировано. На стадии бластулы нет четкого разграничения в свойствах клеток, и каждая часть потенциально способна дать зачаток любого органа. Тем не менее удается выявить известную анизотропию — различия градуального порядка, которые, повидимому, и являются основой для организованного развития. Гаструляция, происходящая вследствие обострения анизотропии, и следующее за нею формообразование ведут к превращению относительно гомогенной системы в систему явственно гетерогенную, причем возникают новые факторы в виде взаимодействия смежных частей различного происхождения. Как раз в этом периоде совершается морфологическое обособление большинства зачатков, и есть все основания говорить о морфогенетических реакциях между обособленными частями зародыша или, по крайней мере, об их взаимном влиянии. Эта форма взаимодействия играет большую роль в органогенезе и относительно легко поддается экспериментальному анализу.

---

* Доложено на открытом заседании ученого совета Института эволюционной морфологии им. акад. А. Н. Северцова 27.I.1939.

В современной механике развития позвоночных животных внимание исследователей сосредоточено именно на явлениях эмбриональной индукции*.

Работы последних лет с применением методов физиологии и биохимии значительно приблизили нас к познанию природы индуцирующих влияний. Что же касается роли индукции в нормальном развитии особи, то здесь скорее обрисовывается сложная проблема, чем намечается ее решение.

Наиболее значительное место отведено индукции в общеизвестном учении Шпеманна об «организаторах». Шпеманн рассматривает развитие, как цепь детерминационных процессов, растекающихся из некоторого центра и совершающихся в силу специфического влияния ранее детерминированных зачатков на относительно индифферентный материал; однако он, особенно в последнее время, придает большое значение также региональным свойствам самого образовательного материала (Spemann, 1936).

Иначе оценивает роль индукции теория физиологических градиентов Чайльда, приобретающая все большую популярность. В терминах этой теории «организационный центр» представляет собою физиологически доминантную область, которая выделяется не вследствие своей изначальной специфики, а в силу динамических соотношений в системе, и, в свою очередь, коррелятивно определяет субординацию структур. Контактная индукция оформленным зачатком представляется как местная активация ткани; она устанавливает или усиливает апикальный полюс градиента и, соответственно, создает новую систему или обостряет различия в уже существовавшей (Child, 1929).

Нетрудно видеть, что концепции Шпеманна и Чайльда по-разному ориентируют исследования механизма детерминационных изменений; но ни одна из них не характеризует удельного веса индукции в развитии эмбриона. Остается аксиомой, что образование закладки нельзя отнести всецело на счет качества индуктора; с другой стороны, доказано, что поведение образовательного материала зависит от присутствия индуктора. Под вопросом остается, следовательно, степень зависимости.

Далеко не безразлично, обязаны ли своим возникновением структуры, дополняющие ранее оформленный зачаток, его воздействию, или же они развиваются автономно, в результате предшествующей детерминации или в силу иных связей; а поскольку самостоятельность частей в организме всегда относительна, даже при мозаичном развитии остается место для морфогенных влияний. Проблема зависимости становится еще более актуальной, если ее ставить не только в плоскости факторов дифференцировки, но учесть и другую сторону развития — процесс интеграции. Ясно, что «пристройка» частей в соответствии с уже образовавшейся структурой более, чем сложение предетерминированных частей, делает понятным единство развивающейся организации. Впрочем, в действительности влияние не бывает односторонним; хотя в индукционной системе обычно легко отличить индуктор от реактора, но, поскольку морфогенез не ограничивается обособлением зачатков, а сопровождается их дальнейшими изменениями, соседство индуцированного образования, в свою очередь, должно отражаться на развитии индуктора. Если обратное действие достаточно эффективно, — перед нами настоящая морфогенетическая корреляция. Так рисуется, например, зависимость между хордомезодермой и закладкой мозга (Holtfreter, 1933; Grünwald, 1935). Подобные примеры пока еще довольно скудны, но следует ожидать их пополнения по мере углубления фактических знаний.

Проблема индукции разрабатывается сейчас преимущественно в разрезе сущности самого явления. Под этим углом зрения разбираются вопросы о специ-

* Словом «индукция» первоначально обозначали внесение определенных свойств; именно в таком смысле термин был введен в эмбриологию. На деле оказывается, однако, что один и тот же морфогенетический эффект может быть вызван разными агентами. Поэтому, пока не найден надежный критерий, чтобы отличать стимулирующие воздействия от «истинной индукции», если таковая вообще мыслима, удобнее и правильнее пользоваться укоренившимся термином, не сужая его толкования. В дальнейшем мы будем называть индукцией всякое локализованное морфогенетическое влияние, независимо от его специфики и значения, источник же влияния — индуктором, как это обычно и делают.

фике индуктора, о том, вносит ли индуктор свое морфогенное поле или активирует местное (Weiss, 1935), о различии между «эвокацией» и «индивидуацией» (Needham, Waddington and Needham, 1934) и т. п.

Но, даже не предрешая этого рода вопросов, можно и необходимо учитывать взаимодействие обособленных смежных частей, как момент, координирующий их развитие, и как один из факторов интеграции организма.

При работах в этом направлении особенно дает себя знать отсутствие адэкватного метода. Все употребительные приемы сводятся либо к нарушению корреляции путем удаления одной из взаимодействующих частей, либо к искусственному воспроизведению корреляционной системы. Первый путь короче, если требуется выяснить роль данной корреляции в нормальном эмбриогенезе, но он осложняется неизбежными побочными нарушениями, влияющими на чистоту эксперимента. По этой причине, между прочим, до сих пор нет вполне достоверных данных о нормальных отношениях компонентов даже в наилучше изученных индукционных системах, как хордомезодерма — закладка мозга и глазной бокал — хрусталик (Spemann, 1936). Второй прием позволяет непосредственно доказать возможность морфогенетической реакции и охарактеризовать ее в принципе.

Настоящая работа касается именно этой последней задачи. Объектом является корреляция в развитии глазного бокала и хрусталика.

Уже давно было замечено, что при спонтанных уродствах, когда глазной бокал занимает необычное положение, хрусталик все же образуется против его зрачка. Некоторые авторы, в том числе Гербст, пришли к заключению, что хрусталик возникает под влиянием глазного бокала. В своей монографии «Формативные раздражения в онтогенезе животных», изданной в 1901 г., Гербст настаивает на этом, причем предполагает, что свойства, необходимые для реакции, широко распространены в покровной эктодерме. Почти одновременно Шпеманн экспериментально показал зависимость линзообразования у зародыша лягушки, разрушая горячей иглой участок медуллярной пластинки, соответствующий будущему глазу (Spemann, 1901). Вскоре Льюис прямо продемонстрировал индукционную способность глазного бокала, посредством трансплантации его под эпителий туловища (Lewis, 1904). Таким образом, догадка Гербста получила полное подтверждение.

Впрочем, дальнейшие исследования тех же авторов, а за ними и многих других, вскрыли сложную проблему, которая и до сих пор далеко не исчерпана. Оказалось, что зависимость линзообразования не всегда абсолютна; у некоторых амфибий покровная эктодерма и без глазного бокала в состоянии дать ослабленную, правда, закладку или даже дифференцированный, хотя и уменьшенный хрусталик. Различия в активности глазного бокала менее отчетливы, но влияние его в нормальном органогенезе и, что особенно существенно, способность индуцировать при пересадке на новое место выявлены у всех изученных в этом отношении видов.

Мне удалось показать, что индукция может иметь и более глубокое значение. Соприкосновение ретины с проксимальной стенкой пузыревидной закладки хрусталика стимулирует образование волокнистого ядра и может определить гетерополярное строение этого органа (1929, 1932, 1933). Принцип организующего воздействия в данном случае крайне прост. Прилегание индуктора создает гетерогенные условия для морфогенеза, сначала в некотором районе покровной эктодермы, а затем в эпителиальном пузырьке. Индукционный эффект ограничен контактной поверхностью; в результате сперва локализуется закладка в эктодерме, а затем зачаток ядра в этой закладке. Какова действительная роль индукции в нормальных условиях, это уже вопрос другого порядка. Едва ли можно сомневаться, что отношения здесь опять-таки не одинаковы у разных видов.

Естественно поставить вопрос: ограничивается ли дело односторонним влиянием, или же контакт может иметь значение также для организации самого глазного бокала?

Конечно, не приходится ожидать, чтобы закладка хрусталика локализовала или детерминировала выступ мозга, дающий глаз; последовательность формирования зачатков исключает такое допущение. Трансплантация и другие опыты показывают, что образовательный материал глаза приобретает свою специфику очень рано, уже на стадии нейрулы. Презумптивная закладка может развиваться вполне самостоятельно, причем формообразование и дифференцировка ее идут в основных чертах типичным образом. И без хрусталика образуется настоящий глазной бокал, только в деталях формы уклоняющийся от нормального строения (Mangold, 1931).

Но относительно детерминации разных частей зачатка данные были до последнего времени не столь определенны. Bell (1906, 1907) и Levy (1906) утверждали, впрочем без достаточных оснований (см. Spemann, 1912b), что пигментный листок образуется из индифферентного материала под влиянием ретины. Ekman (1914) опубликовал отдельную статью по поводу глазного бокала с двумя ретинами, найденного им у *Hyla arborea*. Он объясняет этот случай способностью пигментного листка превращаться в ретину при впячивании. С другой стороны, Fessler (1920), описывая подобные же уродства у *Salamandra maculosa*, настаивает на прочной детерминации листков. Lewis (1907) при пересадках глазных пузырей у *Rana palustris* и *R. sylvatica* находил фрагменты разных глазных тканей. Поэтому он высказывается за раннюю и весьма детальную детерминацию элементов бокала. Pasquini (1929), напротив, на основании того, что у *Pleurodeles waltli* два помещенных рядом глазных пузыря могут слиться и дать один гармоничный орган, считает глаз «самодифференцирующейся эквипотенциальной системой». Известны и иные косвенные указания в пользу то того, то другого мнения (Mangold, 1931).

Я изолировал кусочки разных листков на стадии бокала и соответствующие участки из первичного глазного пузыря, пересаживая их в нейтральное окружение. Опыт проделан на пяти видах амфибий. Оказалось, что потенциальные различия частей устанавливаются постепенно и закрепляются уже после того, как зачаток глаза вступит в контакт с покровной эктодермой (1933, 1935). Так явилось основание предположить, что организация бокала подвержена посторонним воздействиям. Это фактически подтвердилось, когда мне удалось вызвать образование ретины из пигментного листка, в виде реакции на контакт с эпителием лабиринта, в особенности с его рецепторными пятнами, которые внешне напоминают раннюю закладку хрусталика (1936, 1938)*. Оставалось испробовать влияние линзогенной эктодермы и проверить соображения о координирующей роли контакта. Результаты опытов (уже опубликованные в кратких сообщениях 1937, 1939) изложены ниже.

ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Опыты состояли в обращении глазного зачатка или в трансплантации его таким образом, что вместо ретинальной стенки зачатка в соприкосновение с покровной эктодермой приходил презумптивный пигментный листок. Эти операции проделаны на зародышах аксолотля, *Triton taeniatus*, *Pelobates fuscus*, *Hyla arborea*, *Rana arvalis* и *R. esculenta*. Разнообразие видов было использовано только для того, чтобы выявить возможность дифференцирующего воздействия на глаз со стороны эктодермы, поскольку a priori можно полагать, что эта возможность не всюду одинаково отчетлива. Эмбрионы подвергались операции на разных стадиях развития, но всегда в пределах того периода, когда линзогенная эктодерма находится в тесном контакте с будущей ретиной.

В одной серии опытов зачаток глаза отрезался от мозга и поворачивался на 180° вокруг дорзо-вентральной оси, после того как эктодерма над ним была приподнята; таким образом презумптивная закладка хрусталика оставалась на месте. В другой серии линзогенный участок отделялся надрезом от окружающей эктодермы и после операции оказывался обращенным медиально, вместе с рети-

* Ikeda (1937) индуцировал ретину у *Hynobius* также обонятельной плакодой.

нальной стенкой глаза. В результате презумптивный пигментный листок глазного бокала приходил в соприкосновение с эпителием, надвигающимся на место вырезанного материала линзы.

В остальных сериях первичный глазной пузырь или глазной бокал пересаживался, всегда вместе с презумптивным хрусталиком, под нейтральный эпидермис головы или туловища.

Во всех сериях, кроме проксимо-дистальной оси зачатка, обычно производилось также обращение дорзо-вентральной его оси; таким образом в большинстве случаев зачаток приживлялся совершенно опрокинутым.

Операции подвергалась всегда правая сторона эмбриона.

1. Поворот глаза; презумптивный хрусталик оставлен на месте в эпидермисе

Аксолотль (*Amblystoma mexicanum*)

Поведение обращенного зачатка глаза коренным образом различно в зависимости от возраста оперированного эмбриона.

Если операция проделана на стадии первичных глазных пузырей, то из реплантата всегда развивается правильно ориентированный глаз (14 случаев). Зрачок обращен к покровной эктодерме и заключает хрусталик. Зрительный нерв обычно направляется по кратчайшему пути к дну мозга; его волокна проходят сквозь ретину в вентрокаудальном квадранте глаза, как в норме, несмотря на то что глаз в большинстве случаев был опрокинут стебельком кверху.

Atl = 11. Оперирован на стадии оформленных глазных пузырей с перехватом на месте будущего стебелька (стад. 24/25 по Гаррисону). Развивался при средней t° в +18° C. Фиксирован через 11 дней.

Оперированный глаз отличается от нормального, левого только более слабым развитием (фиг. 1). Он мельче контроля (дорзо-вентральный поперечник его 300 μ, а контрольного глаза — 335 μ), хрусталик тоже уменьшен (проксимо-дистальный диаметр 120 μ, «ширина» 115 μ, левый хрусталик — 140 и 135 μ). Гистогенез реплантанта заметно замедлен; слоистость ретины менее отчетлива и зрительный нерв тоньше, чем в левом глазу. Хрусталик тоже выглядит моложе нормы.

Остальные случаи в том же роде. Изредка наблюдаются, впрочем, незначительные уродства — неглубокое раздвоение глаза в ростральной или каудальной части, включение дериватов стебелька в пигментном эпителии. Запаздывание гистологической дифференцировки закономерно повторяется. Операция постоянно отражается отрицательно на размерах обоих компонентов глаза, хотя и не слишком заметно (табл. 1)*.

Повидимому, повернутый глазной пузырь формируется и дифференцируется под влиянием новых связей. Контакт с линзогенной эктодермой вызывает утолщение прилегающей стенки пузыря и образование ретины, тогда как противоположная стенка, лишенная такого воздействия, становится пигментным эпителием. Ослабленное развитие зачатка можно отнести на счет затраты энергии при его перестройке. В частности, гистогенез ретины запаздывает, вероятно, потому, что она образуется из презумптивного пигментного листка, т. е. из материала, в котором детерминация первоначально шла в ином направлении. Недоразвитие хрусталика можно рассматривать с этой точки зрения, как следствие запоздалой или прерванной на время индукции. Известно, что только ретинальная стенка глазного бокала способна индуцировать хрусталик (Мангольд, 1931); следовательно, в данном опыте линзогенная эктодерма была предоставлена собственным силам, пока возле нее не началось развитие ретины.

Не исключено, что в некоторых случаях реплантат приживляясь поворачивался обратно и принимал положение, более или менее близкое к нормальному.

* Неодинаковые отношения диаметра глаза к диаметру хрусталика в оперированных и контрольных глазах, повидимому, связаны с тем, что реплантат всегда находится на более ранней стадии развития; кроме того, влияние ретины на хрусталик в нем осуществляется позже.

Таблица I

Amblystoma mexicanum

№№ опытов	Отношение дорзо-вентральных поперечников контрольного (*o*) и оперированного (*o'*) глаз (*o* : *o'*)	Отношение проксимо-дистальных диаметров контрольного (*l*) и правого (*l'*) хрусталиков (*l* : *l'*)	*o* : *l*	*o'* : *l'*
Atl = 1	1.03	1.32	2.18	2.80
Atl = 2	1.10	1.43	2.10	2.73
Atl = 3	1.03	1.15	2.13	2.38
Atl = 4	1.07	1.19	2.00	2.23
Atl = 5	1.20	1.25	2.40	2.50
Atl = 6	1.10	1.17	2.21	2.33
Atl = 7	1.11	1.23	2.12	2.35
Atl = 10	1.12	1.30	2.40	2.78
Atl = 11	1.12	1.17	2.39	2.50
Atl = 12	1.05	1.15	2.17	2.38
Atl = 13	1.00	1.20	2.20	2.64
Atl = 14	1.00	1.08	2.21	2.38

Однако трудно допустить, что подобный поворот всегда был совершенно точен и, приводя презумптивную ретину в контакт с эктодермой, всецело определял ориентацию зрачка, совпадение его с закладкой хрусталика и положение зрительного нерва.

Такая же операция на стадии глазных бокалов (стад. 27/28) дает иной результат. У 9 личинок из 10 в реплантате развилось две ретины — латеральная и медиальная.

Atl = 20. Оперирован на стадии ранних глазных бокалов. Фиксирован через 11 дней. В правом глазу две раздельных ретины приблизительно одинаково развитые (фиг. 2). Обе выглядят гораздо моложе, чем ретина контрольного глаза, но каждая почти достигает нормальной величины. Та, которая обращена латерально, прижата к хрусталику. Хрусталик этот только немного отстает в развитии от контрольного. Зрительный нерв еще не намечен.

Atl = 21. Стадии, как в предыдущем случае. Из реплантата образовался неправильный, слабо дифференцированный глаз с двумя зрачками. Медиовентральный зрачок принадлежит более дифференцированному отделу ретины, узок и заполнен выростом ретинальной ткани. Дорзолатеральный зрачок лучше оформлен, радужина его переходит в более молодую ретину, слитую с упомянутой выше. В этой части глаза есть полость стекловидного тела, правда уменьшенная, но с характерным контуром. Эпидермис против этой части глаза утончен и выгнут в форме часового стекла, как молодая роговица, но между ним и радужиной залегает слишком толстый слой соединительной ткани, которая прикрывает также и пустой зрачок. Только у вентрального края, где зрачок становится уродливым, находится рудиментарная закладка хрусталика, стиснутая между ретиной и роговицей (фиг. 3).

В следующих шести случаях реплантат — с двумя обособленными ретинами, спаянными между собою, причем латеральная всегда содержит хрусталик, а медиальная лишена такового. Гистогенез реплантата всегда заметно отстает от нормы, как и при более ранних операциях. Латеральная ретина (индуцированная) выглядит моложе медиальной (первичной) при слабо развитом хрусталике, но может даже обогнать первичную, если прилежит к достаточно крупному хрусталику.

У девятой личинки (*Atl* = 26) реплантат состоит из двух слабо дифференцированных ретин — латерокаудальной и медиоростральной, соединенных своими проксимальными концами, частью непосредственно, частью перемычкой из пигментного эпителия. На фронтальных срезах они представляют V-образную фигуру. Обращенная к коже полость между ретинами прикрыта общим для них

пигментным листком. Рудиментарная закладка хрусталика помещается между этим последним и кожной эктодермой. По всей вероятности, индуцированная ретина (латерокаудальная, меньшая из двух) была рано отодвинута от эктодермы в процессе уродливого формирования глаза, вследствие чего закладка хрусталика попала в соседство пигментного эпителия и осталась недоразвитой.

Повидимому, на стадии глазного бокала презумптивная ретина уже настолько детерминирована, что в перевернутом глазу может развиваться самостоятельно, независимо от контакта с эктодермой и от внутренних соотношений в пределах глазного зачатка. В то же время презумптивный пигментный листок сохраняет способность превращаться в ретину под действием эктодермы. В результате поворот приводит к развитию двух ретин в глазу. Скорость гистогенеза обеих не слишком расходится, так как первичная ретина сохраняет некоторую инерцию развития, а для индуцированной отсутствие инерции, вследствие того, что направление развития изменилось коренным образом, компенсируется положительным воздействием индуктора, т. е. линзогенной эктодермы. Как и следовало ожидать, гистогенез реплантата все же отстает от развития нормальной ретины, в котором оба фактора — первичная детерминация и влияние линзы — суммируются.

Только у одной личинки из десяти глазной бокал развился в почти нормальный, правильно ориентированный глаз.

Остальные случаи (6) не заслуживают рассмотрения, так как реплантат здесь представлен либо рудиментарным простым глазом, расположенным глубоко в мезенхиме, либо обрывками глазных тканей, тоже глубоко под кожей.

Зрительный нерв при поздних операциях обычно плохо выражен, и то только при условии, что ориентация слоев в ближайшей к мозгу части ретины допускает его образование. Двух нервов в двойном глазу не найдено. Впрочем, эти наблюдения касаются только сравнительно молодых глаз, на более поздних стадиях дифференцирование нервных волокон в ретине, быть может, менее зависит от ее ситуации.

Hyla arborea

Операции на стадии оформленных глазных пузырей с тонкой медиальной стенкой. Развитие при +20—21° С. Фиксация через 10 дней.

Htl = 4. Правый глаз сложной формы. На средних срезах можно различить две ретины: латеральную, большую и с хрусталиком, и медиальную, меньшую, с сомкнутым зрачком (фиг. 4). На ростральных и каудальных срезах глаз расщеплен на две дополняющих друг друга половины — верхнюю и нижнюю, причем верхние края обоих зрачков относятся к первой, а нижние — ко второй. В общем, картина такова, как будто два глазных бокала, направленные навстречу друг другу, срослись в своей средней части. Возможно, что к реплантату присоединился глаз, регенерировавший от мозга на месте отреза. Правда, обе половины одинаково высоко дифференцированы, но срок в 10 дней, при быстром развитии, свойственном *Anura*, вполне достаточен, чтобы первоначальные различия сгладились. Вполне допустимо однако, что в медиальной части глаза находится первичная ретина, а в латеральной — индуцированная. Они могли слиться своими тыльными поверхностями, после чего началась редупликация глаза, путем обособления ретинальных систем с одинаково направленными слоями. В средней части глаза выделились две первоначальные системы (фиг. 4), а в стороны отсюда расчленение пошло таким образом, что вентральная половина первичной ретины оказалась объединенной в одно целое с вентральной же половиной индуцированной, а дорзальная часть первой составила продолжение дорзальной части второй. Такое объяснение более правдоподобно, в частности, потому, что медиальная порция ретины является как бы придатком, который значительно увеличивает проксимодистальный поперечник реплантата, тогда как остальные его диаметры приблизительно равны диаметрам контрольного глаза. Так или иначе, глаз в целом формируется в зависимости от его положения среди органов головы; только латеральный отдел, вокруг хрусталика, имеет

строение, близкое к нормальному; зрительный нерв образовался на своем месте. Небольшой комок мозговой ткани, связанный с дорзальной поверхностью пигментного эпителия, показывает, что реплантат, будучи перевернут стебельком кверху, развился в приданном ему положении (фиг. 4). Гистогенез реплантата несколько отстает от контроля.

Htl = 8. Реплантат не крупнее левого глаза, но гораздо массивнее; ретина и хрусталик его выглядят моложе; хрусталик относительно мал. Ретина складчатая, на большинстве поперечных срезов якореобразной формы (фиг. 5). Вентрально каждая половина переходит в соединительный отдел, который состоит из индифферентной, не то глазной, не то мозговой ткани; на его поверхности дифференцируется белое вещество мозга. Этот отдел развился на месте глазного стебелька. Он имеет вид массивной ножки с расширенным основанием, которое по краю переходит в эмбриональный пигментный листок. Зрительный нерв отходит от ближайшего к мозгу пункта медиальной ретины.

В данном случае правый глаз, несомненно, образовался из единого зачатка. Его двойственная структура является следствием операции. Медиальную ретину можно рассматривать как первичную, а ту, которая развилась под влиянием хрусталика, как индуцированную.

Еще в четырех случаях правый глаз имеет сложную ретину, причем вероятна индукция. Именно, латеральная часть, охватывающая хрусталик, всегда отличается более правильной формой и, чем лучше развит хрусталик, тем больше эта часть приближается к строению нормального глаза.

Наконец, два реплантата не обнаруживают следов индукции. Один из них мал, каудально раздвоен, с замкнутым зрачком и с хрусталиком в полости стекловидного тела, а другой только присутствием вакуоли и спайкой слоев в дорзокаудальном квадранте ретины отличается от нормального глаза.

Как бы сложно ни было уродство, всегда имеется латеральный зрачок с хрусталиком и зрительный нерв, отходящий вентрально. Двух нервов не бывает.

Rana arvalis

Операции на стадиях поздних глазных пузырей (латеральная стенка выпуклая, медиальная истончена) и средних глазных бокалов (слабо вогнутая ретинальная стенка, значительная полость между листками; едва заметное утолщение эпидермиса на месте будущего хрусталика). Дальнейшее развитие в течение 6 дней после операции при +20—25° С.

У этого вида в результате операции от правого глаза обычно сохраняются только комки тканей. В двух случаях развился сильно уменьшенный глаз, с каудальным, сомкнутым зрачком. В одном случае образовался глаз двойственного строения, значительно отстающий в развитии от нормы, с закладкой хрусталика в латеральной части.

Rana esculenta

Операции на стадии сомкнутых медуллярных валиков, когда зачатки глаз имеют еще вид компактных выступов мозговой трубки, дали двойной глаз (3 случая), причем только зрачок латеральной ретины содержит хрусталик; над ним образуется роговица (фиксация через 5 дней, развитие при +21—23° С). Один эмбрион был оперирован на стадии глазных бокалов и фиксирован через 4 дня. У него правый глаз обращен к коже пигментным эпителием, на котором закладывается сосудистая оболочка. Хрусталика нет; зрачок вентрально. Между реплантатом и кожей рыхлая соединительная ткань.

2. Поворот глаза вместе с линзогенной эктодермой

В такой постановке опыт отличается прежде всего тем, что презумптивный пигментный листок глаза приходит в соприкосновение не с презумптивным хрусталиком, а с эктодермой, надвигающейся на место последнего. Каким путем заполняется дефект в эктодерме, не совсем ясно. Непосредственно при операции можно видеть, как отверстие быстро сужается, причем края его активно стяги-

ваются. Местами напор надвигающегося эпителия приводит даже к образованию валиков, которые впоследствии сглаживаются. Размножение клеток здесь, несомненно, продолжается, так как речь идет о крупноклеточных стадиях эмбриона, когда клеточное деление напоминает дробление бластомеров. Но признаков усиленной пролиферации, характерной для заживления ран у взрослого организма, не наблюдается ни на живом объекте под лупой, ни на срезах под микроскопом.

Вторая особенность этой серии опытов в том, что закладочный материал хрусталика остается связанным с презумптивной ретиной и после поворота, развиваясь в хрусталик, благоприятствует правильному развитию медиальной части глаза.

Оба эти момента предположительно могут ослаблять индукционный эффект. Первый — потому, что на тыльную стенку перевернутого глаза действует не тот участок эпидермиса, который в норме находится в контакте с ретиной, а второй момент потому, что влияние первичного хрусталика, содействуя правильной организации глаза, в силу динамичной корреляции в пределах самого глазного зачатка (Драгомиров, 1933, 1938), может препятствовать образованию лишней ретины.

Зато такая операция имеет существенное преимущество для наглядной демонстрации индукционных явлений. Ранняя закладка хрусталика прочно связана с глазным бокалом; разделить их довольно трудно. В данном опыте связь эта остается ненарушенной, и развивающийся хрусталик точно отмечает место первичного зрачка и положение первичной ретины. Отсюда вытекает возможность определить угол поворота глаза у фиксированной личинки и вполне объективно отличить первичную ретину от новообразованной.

Amblystoma mexicanum

Операции начиная со стадии первичных глазных пузырей и до сформированных глазных бокалов (стадии 23—35 по Гаррисону). Фиксация через 6—8 дней, t° +17—21° С. Наблюдалась необычайная смертность, погибло около 50% оперированных эмбрионов. Из выращенных и фиксированных личинок только у восьми реплантат развился удовлетворительно и расположен не слишком глубоко под кожей. У двух из них, оперированных на самой поздней, 35-й стадии, к коже обращен пигментный эпителий глаза, и на нем закладывается сосудистая оболочка; индукция не состоялась. У остальных правый глаз принял приблизительно нормальное положение. В одном из этих реплантатов имеется добавочная ретина ничтожной величины, недалеко от радужины и на небольшом расстоянии от кожной эктодермы. В другом случае намечено обособление маленькой медиальной ретины с замкнутым зрачком.

Triton taeniatus

Операции на *Triton taeniatus* тоже не дали ничего положительного. У этого вида приживление перевернутого глазного пузыря затруднительно: относительно крупный глаз плохо удерживается краем тонкой эктодермы, легко меняет ориентацию благодаря своей упругости и часто выпадает. У 16 эмбрионов, оперированных на стадиях 21—25 и фиксированных не позже чем через 10 дней, справа образовался глаз с латеральным зрачком; у одного из них глаз складчатый, а у другого с добавочной ретиной возле радужины; у остальных — простой. Прочие случаи (4) представляют уродства, не имеющие значения для данной темы.

Довольно высокий процент «регуляций» заставил заподозрить, что у тритона часто имеет место замена выпавшего реплантата глазом, регенерировавшим со стороны мозга. Для проверки была поставлена серия опытов экстирпации, в которой зачаток глаза отрезался точно таким же образом, как и в основном опыте. Результаты таковы: полное отсутствие регенерата — 21 случай, узелок эпителия (отчленившийся от конца глазного стебелька?) в мезенхиме — 2; стебелек слабо пигментированный на конце — 3; атипичный регенерат, не достигающий кожи,— 4; маленький глазной бокал, прилегающий к мозгу — 2; глаз-

ной бокал с вентральным или каудальным зрачком без хрусталика — 3; уменьшенный, правильно ориентированный глаз с закладкой хрусталика — 1. В итоге только в одном случае из 36 наблюдается картина регуляции, самый же обычный исход, притом при операции на любой стадии между 21—30-й, — это полное отсутствие глазных структур на оперированной стороне головы.

Pelobates fuscus

У этого вида, в отличие от остальных, вместе с глазом обращалась не вся толща прилегающей к глазному зачатку эктодермы, а только ее внутренний, так называемый «чувствующий» слой, из которого собственно и образуется закладка хрусталика.

Операции проделаны на эмбрионах различного возраста.

Стадия I. Замкнутая медуллярная трубка. Глазные пузыри упираются в покровную эктодерму; заметен перехват на месте будущего стебелька.

Стадия II. Намечается почка хвоста. В глазных пузырях дистальная стенка отличается своей толщиной, ее поверхность еще плоская.

Стадия III. Явственная, слегка сдавленная с боков почка хвоста. Глазные бокалы с узкой щелевидной полостью между листками. Дистальная поверхность презумптивной ретины слегка вогнута; закладки хрусталиков, соответственно, в виде слабых утолщений эпидермиса.

Стадия IV. Треугольный плоский зачаток хвоста. Туловищная мускулатура способна к сокращению. Глазные бокалы с плотно прилегающими один к другому листками. Вогнутые закладки хрусталиков.

Стадия V. Длинный хвост с плавником. Мешковидные закладки хрусталиков.

Далеко не всегда реплантат сохраняет приданное ему положение. У фиксированных через 3—7 дней головастиков угол поворота чаще всего не превышает 90°, нередко оперированный глаз оказывается почти правильно ориентированным. Если принимать в расчет только простые, «униполярные» глаза, то поворот более 90° наблюдается в 5 случаях, на 45—90° в 13 и приблизительно нормальная ориентация в 7 случаях. Главной причиной возврата к исходному положению, полного или частичного, является, повидимому, срастание линзогенного эпителия с эпидермисом, способствующее подтягиванию зрачка к периферии. Для топографической регуляции нет необходимости в том, чтобы поворачивалась также дорзо-вентральная ось зачатка; структурные различия в этом направлении легко устанавливаются заново. В частности, зрительный нерв образуется в пункте, ближайшем к regio chiasmatica мозга (если только по соседству с реплантатом нет пересаженной нервной ткани, в которую могли бы направиться нервные волокна). Заслуживает внимания, что в глазу, сохранившем измененную ориентацию, нерв может образоваться в любом месте, ближайшем к мозгу. Так, например, иногда волокна n. opticus пронизывают ретину на границе между pars optica и p. caeca.

Относительно образования fissura chorioidea данные менее отчетливы (об этом см. Beckwith, 1927; Sato, 1933).

Второе условие, необходимое для удачи опыта, — соприкосновение тыльной стороны глаза с кожной эктодермой, тоже не всегда оказывается выполненным. Если глаз обращен к коже пигментным листком, то он обычно отделен от эпидермиса прослойкой мезенхиматозного происхождения, будет ли то зачаточный кориум, сосудистая оболочка, рыхлая соединительная ткань, или все вместе. У объектов, фиксированных через двое суток и даже через 24 часа после операции, уже можно видеть мезенхиму между эпидермисом и реплантатом. Повидимому, мезенхима надвигается одновременно с эктодермой при заживлении раны и проникает сюда так же, как и в норме, когда по отделении хрусталика она образует мезодермальную часть роговицы. Поэтому мало шансов, чтобы между перевернутым глазом и покровной эктодермой установился столь же тесный контакт, как до операции. Все же иногда прилегание осуществляется; в таких случаях непременно происходит индукция добавочной ретины.

Иногда индукция прерывается, глаз ко времени фиксации оказывается отодвинутым от кожи, а промежуток между последней и вторичной ретиной заполнен рыхлой соединительной тканью.

Частота индукции видна из следующей сводки (табл. 2).

Pelobates fuscus Таблица 2

Стадии операций	Сроки фиксации	К эктодерме обращен первичный зрачок с хрусталиком	В латеральной части глаза образовалась добавочная ретина	К коже обращен пигментный эпителий глаза, на нем закладывается сосудистая оболочка
I	Через 3—7 дней	5	3	7
II и III .	Через 4—6 дней	4	5	13
IV и V .	Через 3—6 дней	1	4	7
Всего .		10	12	27

Уродства, аналогичные индуцированным, т. е. образование второй ретины без видимых к тому причин, наблюдаются только в двух случаях.

Заслуживает внимания, что у *Pelobates fuscus* относительно легко образуется глазной бокал из проксимальной части зачатка, оставшейся в связи с мозгом после ампутации. Из общего числа 70 операций явная или вероятная регенерация глаза имеет место в 18 случаях; из них подавляющее большинство падает на самые ранние из оперированных стадий (I и II), но 3 случая относятся к стадии IV и V.

Фиксируя ранее чем через 3 суток, можно обнаружить только слабые индукционные изменения, так как ткань глазного бокала в этом возрасте мало дифференцирована.

Ptep = 47. Стадия I. Реплантируемый глазной пузырь отрезан почти у самого мозга. Развитие при +20—21° С. Зародыш фиксирован через 48 часов. Из остатков отрезанного глазного пузыря и, вероятно, при участии материала мозговой трубки успел образоваться довольно крупный, хотя и не достигающий величины контрольного левого, глазной бокал, связанный с мозгом полым стебельком. Каудально к этому регенерату примыкает реплантированный глаз. Зрачковая вогнутость последнего обращена вентрально и содержит закладку хрусталика, соединенную с внутренним слоем эпидермиса (фиг. 6). Пигментный эпителий покрывает всю выпуклую поверхность реплантата, кроме той части, которая прижата к эпидермису; здесь он переходит в добавочную ретину. Внутренний слой эпидермиса в этом месте утолщен, вполне подобен нормальному линзообразующему эпителию и непосредственно продолжается в стенку пузыревидной закладки хрусталика, расположенной в зрачке реплантата (фиг. 6).

В этом случае налицо, несомненно, взаимодействие глазной ткани с прилежащим эпидермисом, ведущее к индукции добавочных ретины и хрусталика. Однако происхождение обоих новообразований остается неизвестным в точности, так как каждое из них с одной стороны непосредственно связано с одноименной тканью, а с другой — является продолжением относительно индифферентного эпителия.

Фиксация старших эмбрионов дает более отчетливые картины индукции.

Ptep = 22. Стадия II. Глазной пузырь отрезан целиком, у самого мозга. После реплантации отрез прикрыт возвращенным на место наружным слоем эпидермиса. Заживление закончилось через 4 часа. Зародыш развивался при +20—21° С, фиксирован через 4 дня. Реплантат в орбитальной области, но не связан с мозгом. Зрачок его, содержащий хорошо развитый хрусталик, обращен вентрально. Там, где должна была образоваться роговица, между пигментным листком реплантата и эпидермисом находится небольшой комок мозговой ткани из захваченного при операции материала. Этот обрывок мозга связан с пигментным эпителием и отмечает место отреза, т. е. тот пункт, где начинался стебелек

глазного зачатка и где впоследствии должен был выйти зрительный нерв. Тыльная сторона глаза (дорзально) наиболее приближена к коже, и небольшой участок пигментного листка даже образует выступ, как бы притянутый к коже; прослойка мезенхимы между эпидермисом и реплантатом здесь сводится к одному ряду редких клеток. В пункте наибольшего сближения эпителиев пигментный листок глаза превращается в молодую ретину (фиг. 7). Основная ретина реплантата не совсем правильной формы, дифференцирована заметно слабее, чем в контрольном глазу; зрительный нерв намечается недалеко от зрачка, в медиальной части глаза, ближайшей к мозгу; выходя из глаза, он теряется среди мускулов. Вентрально к реплантату примыкает небольшой глазной бокал регенерационного происхождения, с собственным нервом, врастающим в мозг по нормальному пути.

Ptep = 56. Стадия I. Глазной пузырь реплантирован целиком. Заживление очень быстрое, через 20 минут реплантат уже наглухо прикрыт эпидермисом. Фиксация через 4 дня. t° 20—21° С. Оперированный глаз состоит из двух, отчасти слитых половин, приблизительно одинаковых по величине (фиг. 8). Проксимальная половина более правильной формы, в направленном вентромедиально зрачке содержит хрусталик, немного отстающий по развитию от контроля. Дистальная половина с обширным зрачком, подразделенным на два отдела и, соответственно, с двумя хрусталиками. Ретинальная ткань реплантата выглядит гораздо моложе, чем в контрольном глазу; в проксимальном отделе слоистость едва намечена, а дистальная ретина еще совсем гомогенна. Хрусталики как будто бы разного возраста, медиальный крупнее остальных и выглядит самым старшим из трех. На месте глазного стебелька мозг дал регенерационный выступ, упирающийся в реплантат и слитый с ним. Вентрально под реплантатом перенесенная при операции ткань соседнего обонятельного мешка и округлый кусочек мозга.

Ptep = 11. Стадия III. Зачаток глаза повернут целиком, обращены мед.-латер. и дорз.-вентр. оси. Развитие при + 19—22° С. Фиксирован через 6 дней после операции. Реплантат развился в двойной глаз (фиг. 9). На ростральных срезах видны две раздельные ретины в общем пигментном эпителии, одетом сосудистой оболочкой (фиг. 10). Далее они соединены неширокой спайкой, а на каудальных срезах (фиг. 11) остается только более крупная и более дифференцированная из них — первичная ретина, заключающая хорошо развитый хрусталик; радужина и зрачок покрыты эндотелием роговицы. Степень гистогенеза в этой части вполне совпадает с контролем. Ретина, обращенная к периферии (фиг. 10), очевидно индуцирована вторично; она выглядит несколько моложе, в просторном зрачке ее находится слишком маленький хрусталик. Образуется нормальная роговица. Зрительный нерв отходит на вентральной стороне глаза двумя корешками, соответственно двум ретинам.

Ptep = 70. Оперирован на стадии I. Реплантат отрезан от мозга у самого основания. Фиксация через 7 дней при + 21° С. Развился двойной глаз: две ретины в общем пигментном эпителии и сосудистой оболочке (фиг. 12). Каудальный отдел (фиг. 14) с зрачком, обращенным дорзомедиально и несколько назад, не очень отстает по развитию от контрольного глаза, отличаясь более толстой ретиной при крупном, крупнее контрольного, нормально дифференцированном хрусталике. Зрачковая часть прикрыта эндотелием роговицы. Ростральный отдел, с обращенным латеровентрально зрачком, дифференцирован почти так же и отличается прежде всего более правильным строением (фиг. 13). Хрусталик здесь мельче и моложе контрольного; образование роговицы не ограничивается эндотелиальным колпачком, — эпидермис в этом месте утончен и просветлен, точно так же, как и против нормального, левого глаза. Обе ретины реплантата частично слиты своими тыльными поверхностями. Зрительный нерв отходит медиально и образуется из двух пучков волокон, собирающихся от той и другой ретины и сливающихся в один ствол при выходе из глаза.

Rana arvalis

Зародыши были оперированы на стадии сформированных глазных бокалов, с щелевидной полостью между листками. t° + 20—21° С. Фиксация через 6 дней.

В трех случаях оперированный глаз находится слишком глубоко, чтобы можно было ожидать индукции. В двух других, напротив, расположен почти нормальным образом. В остальных 5 случаях к коже обращен пигментный эпителий с закладывающейся на нем сосудистой оболочкой (фиг. 15).

3. Трансплантация глаза под кожу головы

Эта серия опытов, как и следующая, поставлена для того, чтобы выяснить, в какой мере способность индуцировать ретину является свойством именно линзогенного участка эктодермы. В двух предыдущих сериях речь шла о контакте глаза либо с презумптивной закладкой хрусталика, либо с эпителием, который занял ее место в системе кожной эктодермы и, следовательно, мог приобрести те же свойства, даже независимо от влияния глаза. В данной серии глазной зачаток вместе с линзогенным слоем трансплантировался гомопластически и помещался повернутым на 180° недалеко от правого глаза реципиента, позади и выше.

Pelobates fuscus. Операции на стадии II. Фиксация через 3 дня. Развитие при + 20—21° С. Трансплантат не слишком глубоко под кожей в 11 случаях. В 6 случаях его пигментный листок отделен от эпидермиса прослойкой мезенхимы; в одном добавочная ретина индуцирована линзогенным эпителием, отчленяющимся от закладки хрусталика реципиента; еще в одном вероятна индукция ретины эпидермисом реципиента. Наконец, у трех объектов индукция ретины эпидермисом несомненна, причем в двух случаях новообразованная ретина, в свою очередь, индуцировала хрусталик в эпидермисе.

Ptepdc = 11. Трансплантат расположен непосредственно над глазом реципиента. Его первичный зрачок, с хорошо дифференцированным хрусталиком, обращен, в общем, медиально, несколько каудально и вентрально. На латеральной стороне образуется второй зрачок с хрусталиком в форме молодой пузыревидной закладки, уже отчленившейся от эпидермиса, но еще тесно прижатой к нему. Гистогенез трансплантата заметно запаздывает в сравнении с контролем. Зрительный нерв еще не успел развиться и связи с мозгом нет.

4. Трансплантация глаза под кожу туловища

Amblystoma mexicanum

Проделаны пересадки глазного пузыря или бокала вместе с презумптивным хрусталиком под кожу впереди и ниже пронефроса. Донор и реципиент всегда одинаково развиты (стадии 23—27). Трансплантат находит на новом месте благоприятные условия для своего развития; гистогенез протекает без заметных нарушений; формообразование на ранних стадиях может итти вполне нормально, но с возрастом глаз более или менее деформируется и уродуется.

Выжили 20 реципиентов из 21. У двух, фиксированных через 2 суток, трансплантат выступает сквозь кожу, и ретина его обнажена. В трех случаях, фиксированных на 7-й день после операции, пересаженный глаз крайне уродлив. Из остальных объектов у большинства (10) первичный зрачок снова занял латеральное положение, и хрусталик лежит непосредственно под кожей. Такой поворот трансплантата, повидимому, не требует много времени — в 5 случаях он закончился через 48 часов после операции. Один из этих рано фиксированных трансплантатов имеет добавочную ретину, обращенную медиально и прижатую к энтодерме. В 4 случаях результат можно считать отрицательным: к коже прилежит неизмененный пигментный листок тыльной стороны глаза. В одном из этих случаев эпителий глаза прижат непосредственно к эпидермису, а в остальных между ними помещается один ряд клеток мезенхимы.

В одном случае имеет место, повидимому, индукция добавочной ретины туловищной эктодермой.

Ap = 5. Операционная стадия — 26. Реципиент фиксирован через 48 часов, на 35-й стадии. Трансплантат под кожей у основания передней конечности, слабо выпячен; положение типичное для данной серии. На срезах глазной бокал без стебелька между кожей и переполненной желтком энтодермой, значительно ниже

предпочечных канальцев. Зрачковая впадина и хрусталик обращены дорзомедиально. Участок пигментного листка, прижатый к эпидермису, значительно утолщен, слегка впячивается и вполне напоминает молодую ретинальную ткань (фиг. 16).

Rana esculenta

Операция аналогична описанной выше у аксолотля, отличие лишь в том, что трансплантат помещался позади предпочки. Стадии: 1) сомкнутые медуллярные валики и 2) хвостовая почка. Развитие при +20—21° С; фиксация через 4 суток. Трансплантат очень часто выходит из приданной ему ориентации, и ни в одном случае его положение не позволяет ожидать индукции. Результаты этой серии распределяются следующим образом. Оперировано 19 объектов; фиксировано 18. Трансплантат отсутствует — 1 случай; первичный зрачок трансплантата с хрусталиком обращен к периферии — 10 (из них в 4 случаях пересаженный глаз лежит глубоко под кожей). Глаз остался повернутым тыльной стороной к коже в 7 случаях, из них в 5 случаях он глубоко погружен в эмбриональную соединительную ткань, а в 2 — отделен от кожи тонким слоем такой же ткани.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные доказывают, что индукция ретины покровной эктодермой возможна и осуществляется в опыте довольно легко. Это касается как-раз тех стадий, когда контакт наступает и в норме и должен иметь решающее значение, поскольку совпадает во времени с началом образования ретины и хрусталика.

Отрицательные результаты, которые довольно часты, вполне могут быть отнесены на счет недостаточно тесного или слишком кратковременного контакта.

В тех случаях, когда взаимодействие эктодермы с глазом осуществлено, оно всегда вызывает ряд морфогенетических процессов, протекающих в определенной последовательности. Как и в норме, сначала намечается закладка ретины, затем хрусталика, еще позже образуется роговица. Ретина может возникнуть без хрусталика, на этом индукция и останавливается в тех случаях, когда глаз и эктодерма бывают рано разобщены мезенхимой; но хрусталик без ретины никогда не появляется. Такие отношения, наблюдаемые в норме, на первый взгляд подтверждают учение об «организаторах»; кажется, что здесь действительно происходит детерминация более позднего образования зачатком, уже ранее детерминированным. Однако опыт вскрывает ошибочность такого представления. Дело в том, что индуктором хрусталика является именно ретина; прочие части глазного бокала лишены этого свойства (Mangold, 1931). В нашем же опыте латеральная ретина является новообразованием, вызываемым в презумптивном пигментном листке прилегающей к нему эктодермой. Получается парадоксальное с точки зрения концепции «организаторов» положение: глазной бокал, который всегда считался одним из классических примеров «организатора», сам организуется будущим хрусталиком и прежде, чем он вызовет формообразование в эктодерме, последняя индуцирует в нем структуру и свойства линзогенного индуктора. От ведущей роли «организатора» остается совсем немного: глазной зачаток относительно узко детерминирован, контакт вызывает в нем одну из немногих возможных структур; потенции эктодермы гораздо шире и, соответственно, определяющее значение индукции здесь глубже.

Парадокс исчезает, если к фактам подойти без предвзятого мнения. Мы наглядно видим, как взаимодействие двух различных частей приводит к дальнейшей дифференцировке зародыша, причем нет никакой необходимости приписывать результат преимущественно свойствам одной из этих частей*. (Можно,

* В связи с этим уместно вспомнить слова Гаррисона: «Ударение на «детерминаторе» и «детерминированном» ведет к одностороннему и часто ошибочному взгляду на процесс, ибо сомнительно, может ли один фактор влиять на другой, сам не изменяясь. Это становится очевидным, когда мы исследуем влияние зачатка хрусталика на глаз. О ранней активности мало известно, но позднее показано очень заметное действие в этом направлении» (Harrison, 1933, стр. 315).

пожалуй, допустить, что при простом повороте глаза вместе с линзогенным эпителием второй хрусталик образуется отчасти в силу регуляторного развития самой эктодермы, т. е. происходит нечто вроде его регенерации. Тогда специфика данного участка могла бы направлять развитие прилегающей части глаза; но в случаях контакта других мест эктодермы с презумптивным пигментным листком этот затемняющий момент исключен). Эти результаты сами по себе не характеризуют взаимного влияния в развитии зачатков глаза, следует однако сопоставить их с другими данными, чтобы осветить нормальные отношения.

Индукция хрусталика получена почти у всех амфибий, с которыми имели дело экспериментаторы. Не стоит перечислять опытов, в которых линзогенный участок эктодермы заменялся материалом из чуждого района, так как они не исключают местных детерминирующих факторов, помимо воздействия бокала. Но трансплантация глазного зачатка под эктодерму головы или туловища, когда она вызывает образование хрусталика, наглядно показывает и мощное влияние глазного бокала и широкое распространение линзогенных потенций в эктодерме. Положительный результат получен на *Triton* (Mangold, 1926, 1931), *Pleurodeles waltli* (Pasquini, 1927), *Bombinator igneus* (Попов и др., 1937), *Pelobates fuscus* (Драгомиров, 1933), *Pelodytes caucasicus* (Чантуришвили, 1938), *Bufo vulgaris* (Мануилова, 1935), *Rana palustris*, *R. sylvatica* (Lewis, 1904), *R. catesbiana* (Pasquini, 1932), *R. temporaria* (Филатов, 1934а; Гостеева, 1935), *R. esculenta*, *R. ridibunda* (Гостеева, 1935).

Потенции к образованию ретины тоже не ограничены ее презумптивной закладкой. У *Amblystoma mexicanum*, *Triton taeniatus*, *T. cristatus carnifex*, *Pelobates fuscus* и *Bombinator igneus* все части первичного глазного пузыря или бокала способны к этому (Драгомиров, 1933, 1935); не известно ни одного доказательства против также относительно других видов (Mangold, 1931). Как мы теперь знаем, прилегания эктодермы достаточно, чтобы вызвать соответствующую реакцию.

Очевидно, свойства глазного пузыря и эктодермы у амфибий таковы, что контакт обоих приводит к образованию ретины и хрусталика.

Однако в естественных условиях контакт не является единственной причиной согласованного развития обоих зачатков.

Презумптивная закладка глаза уже на стадии нейрулы приобретает способность к самодифференцировке (у *Triton taeniatus*, *T. cristatus*, *T. alpestris* — Mangold, 1931; *Amblystoma punctatum* — Adelmann, 1930; *Hyla regilla* — Alderman, 1935; *Rana palustris* — Lewis, 1907; *R. esculenta* — Spemann, 1912b), а покровная эктодерма, по крайней мере у некоторых из изученных видов (*Amblystoma punctatum*, *Bombinator pachypus*, *Rana palustris*, *R. fusca*, *R. esculenta* (Mangold, 1931), способна дать, правда уменьшенную или рудиментарную, закладку хрусталика и в отсутствие бокала.

Таким образом, тенденции коррелирующих систем как-то суммируются или переплетаются с их влиянием друг на друга.

Наиболее тщательный разбор подобных отношений делает Леманн (1928, 1933), который опубликовал даже специальный трактат, взяв в качестве основного объекта образование медуллярной трубки у тритона. По его наблюдениям, презумптивная медуллярная эктодерма без влияния подстилающей ее крыши первичной кишки не способна дать полноценную закладку мозга, а, с другой стороны, индукция в области презумптивного эпидермиса дает закладку атипичной структуры. Поэтому автор отличает собственные тенденции медуллярной эктодермы, проявляющиеся в гистологических качествах, региональной реактивности и способности к самодифференцированию, от тенденций, возникающих под влиянием индуктора и определяющих формообразование, пропорции, региональное расчленение и способность к дифференцировке. На этом он обосновывает принцип «комбинативного действия частично однозначных тенденций, активируемых частично самостоятельными факторами» (Lehmann, 1933, стр. 486) или сокращенно «das Prinzip der kombinativen Einheitsleistung». Особенности тенденций, участвующих в развитии хрусталика, по мнению Леманна, менее ясны; все же он предполагает здесь аналогичные отношения (стр. 489).

Аргументы Леманна представляют несомненный интерес, но, поскольку речь идет все-таки об активации свойств образовательного материала, необходимость категорически разграничивать признаки, характерные для единого процесса, как разнородные тенденции, не убедительна; естественно допустить, что индуктор просто усиливает интенсивность процесса и тем содействует более полному выявлению его типичных черт.

В нашем опыте отчетливо выступает морфогенный момент взаимодействия частей эмбриона. В норме мы наблюдаем те же картины: сперва начинается превращение дистальной стенки глазного пузыря в ретину, а затем в прилегающем участке покровной эктодермы возникает закладка хрусталика. И то и другое образование развивается из недифференцированной эмбриональной ткани в условиях контакта с партнером. И если экспериментально осуществленное соприкосновение с покровным эпителием побуждает к преобразованию в ретину даже презумптивный пигментный листок, а ретина, в свою очередь, вызывает линзогенный процесс в презумптивном эпидермисе, то тем более эффективным должно быть взаимодействие участков, которые в силу предыдущего развития предрасположены именно к данным морфогенезам.

При формальном представлении о детерминации, чем грешит, между прочим, учение об «организаторах», самодифференцировка рассматривается, как обособление детерминированных частей или выделение потенциально ограниченного участка.

Однако нет решительно никаких оснований отрывать морфогенную активность материала от его реактивных свойств. В самом деле, когда мы индуцируем ретину слуховым пузырьком (Драгомиров, 1936, 1938) или хрусталик кусочком печени (Holtfreter, 1934), характер реакции и род новообразования, очевидно, в такой же мере определяется свойствами образовательного материала, как и при самодифференцировке. Что же касается предетерминированных закладок, то уже существование всевозможных степеней зависимости в развитии хрусталика показывает, насколько условно это понятие (Mangold, 1931). В пределах глазного пузыря у *Triton taeniatus* мы находим лишь градуальные различия частей, и это не мешает ему быть способным к самодифференцировке (Драгомиров, 1935). Наличие же предетерминированной закладки ретины, как и специальных «линзообразующих клеток», ни в одном случае не доказано, хотя a priori не исключено и даже вероятно у некоторых видов (как известно, темпы детерминации бывают неодинаковы; так, например, у *Anura* качественные особенности частей закрепляются, в общем, на морфологически более ранних стадиях, чем у *Urodela*).

Весьма вероятно, что в развитии эктодермальных зачатков глаза у одних форм превалирует элемент мозаичности, а у других более велика роль взаимодействия. Но ни в одном известном до сих пор примере эта роль не сводится к нулю.

В итоге, если бы мы захотели дать общее освещение всему многообразию наблюдаемых отношений, то скорее должны признать, что индуктор воздействует на некоторый, в норме на наиболее активный, пункт единой динамической системы, чем на качественно обособленный ее участок. Влияние соприкасающихся частей друг на друга должно быть более глубоким на ранних стадиях, так как реактивность относительно индифферентной эмбриональной ткани несомненно выше, чем дифференцированной. По мере дифференцировки самостоятельность реактора неизбежно возрастает; рано или поздно наступает момент, когда соседство индуктора уже ничего более не может прибавить к его структуре, и влияние прекращается либо принимает иное значение.

В большинстве работ по «проблеме хрусталика» поражает пестрота различных случаев, получаемых одним и тем же автором на одном и том же объекте, при применении определенного метода. В результате заблаговременного удаления будущего глаза закладка хрусталика то вовсе отсутствует, то представлена лишь утолщением в эпидермисе, то отшнуровавшимся узелком эпителия или эпителиальным пузырьком. Однородные результаты наблюдаются лишь у тех

форм, у которых без бокала хрусталик, повидимому, вовсе не закладывается. Если сравнить данные по разным видам, то получается картина вариационных рядов, частично заходящих друг на друга (Mangold, 1931).

Особое внимание уделил этому обстоятельству Убиш. Его выводы о различной чувствительности видов и особей к температурным и другим условиям опыта нельзя признать основательными. Но он высказывает удачную мысль, что многое связано с физиологическим состоянием ткани и в «независимом» линзообразовании участвует только наиболее активный центр презумптивной закладки, отчего лентоиды, как правило, бывают гораздо мельче нормальной закладки хрусталика (v. Ubisch, 1927).

Нечто подобное можно подозревать и относительно самого глазного бокала; известно, по крайней мере, что глаз, хотя бы немного не достигающий кожи, обычно бывает недоразвит (Mangold, 1931). Следует допустить, что полярность зачатка, которая, повидимому, намечается, когда он составляет еще часть медуллярной пластинки, и как-то обусловлена влиянием «подстилки» (Mangold, 1931), может быть усилена вторичным контактом, который окончательно устанавливает протяженность ретинальной закладки и определяет ее место в глазном пузыре.

Как известно из опытов Гаррисона, пропорциональное развитие хрусталика и глазного яблока регулируется коррелятивным их ростом (Harrison, 1929). Но пропорции основных закладок органа даны уже при самом их возникновении: в ретину превращается только та часть первичного глазного пузыря, которая прилегает к эктодерме, а утолщение, дающее хрусталик, заполняет зрачковую впадину инвагинирующей ретины. У многих видов против искусственно уменьшенного глазного бокала развивается соответственно уменьшенная закладка хрусталика, и даже у *Rana esculenta*, у которой линзогенный участок наиболее способен к автономному развитию, «свободный» хрусталик не достигает нормальных размеров (Spemann, 1912a). Наш опыт намечает еще и другую сторону зависимости: контакт с эктодермой, вызывая или хотя бы только усиливая образование ретины, повидимому, может определить ее начальную величину. Таким образом, пропорции закладок устанавливаются коррелятивно, в полном смысле слова.

Этим однако не исчерпывается значение контакта. Конечно, место соприкосновения глазного пузыря с эктодермой определяется предшествующим формированием его, как выступа медуллярной трубки, и процессами перемещения клеточных масс в эпидермальной эктодерме во время и после нейруляции, и, конечно, размеры площади, которая превратится в ретину, а следовательно, и диаметр утолщения, дающего хрусталик, связаны с тем, насколько сильно глазной пузырь будет прижат к коже. Но, фиксируя протяженность закладок, контакт тем самым уточняет их местоположение и обеспечивает нормальные пространственные соотношения дополняющих друг друга структур.

Таким образом, контактное взаимодействие частей участвует в осуществлении системы, слагающейся из разнородных зачатков. Механизм его таков, что легко может регулировать небольшие индивидуальные уклонения в формообразовании, столь обычные на ранних стадиях развития эмбриона; двусторонняя индукция может служить нормирующим фактором при сдвигах, которые, вероятно, происходят тем чаще, чем они менее значительны, но всегда должны были бы нарушать целостность организации.

В конце концов, мыслимы две основные степени индукционного влияния: 1) индукция вызывает морфогенетический эффект, определяя его место и обусловливая самое появление новообразования; 2) индукция усиливает морфогенез, компенсируя недостаточную активность образовательного материала и уточняя величину закладки. Данные о факторах развития хрусталика показывают, что оба эти случая вполне реальны.

Различие между ними, по существу, не слишком глубоко. В самом деле, ведь для индукции всегда необходима известная готовность реактора, наличие в образовательном материале определенных свойств. Эти свойства созревают постепенно, в процессе предшествующего развития эмбриона, и возможность

той или иной индукции приурочена к определенному периоду развития (Spemann, 1936). Таким образом, детерминация зачатка, даже при крайней его «зависимости», никогда не является продуктом одного решающего момента — индукции, но происходит в виде ряда этапов. Самодифференцировка части в такой же мере представляет результат ее прежних связей, как и способность к реактивному морфогенезу. О самодифференцировке мы можем говорить только условно, выделяя некоторую фазу в развитии части зародыша, притом не в смысле «независимого развития», а в смысле расчленения единого зачатка или гомогенной ткани в силу внутренних отношений.

В прежние годы способность некоторых частных систем к относительной самодифференцировке при наличии по соседству действенного или потенциального фактора, облегчающего тот же процесс, охотно приводили в подтверждение так называемого «принципа двойного обеспечения» (H. Braus, H. Spemann, S. Becher). Можно было бы вовсе не останавливаться на этом искусственном понятии, если бы оно не фигурировало и в новейшей литературе, притом в трудах такого крупного ученого, каким является Шпеманн.

В своей книге, вышедшей в 1936 г., Шпеманн уделяет «двойному обеспечению» особую главу. Лучшей иллюстрацией он считает избыток линзогенных факторов у *Rana esculenta*. У этой лягушки хрусталик может развиться без глазного бокала; но тем не менее бокал обладает свойствами индуктора. Шпеманн говорит: «Мне кажется однако совершенно ясным, что для возникновения некоторого образования действуют вместе два различных процесса, из коих было бы достаточно каждого в отдельности; это именно то, что должно быть образно обозначено, как двойное обеспечение» (Spemann, 1936, стр. 61). Но, возводя частные случаи в принцип, Шпеманн придает фактам телеологическую окраску, которой они в действительности не имеют. Истинное положение вещей как нельзя лучше характеризуют его собственные слова, которыми он начинает главу: «При нормальном развитии хрусталик, повидимому, всегда возникает, по крайней мере при содействии глазного бокала. Без глазного бокала у большинства видов амфибий образуется, самое большее, пузырек, часто только едва заметный вырост, и даже у *Rana esculenta* хрусталик, лишенный глаза, значительно меньше нормального» (стр. 59). Таким образом, влияние индуктора всегда имеет место, и в большинстве случаев удельный вес его очень велик. Даже у *R. esculenta*, где есть некоторые основания говорить о специальных «линзообразующих клетках», эндогенные факторы этого участка не вполне перекрывают действие глаза; у большинства же изученных видов местные свойства эктодермы сами по себе ни в какой мере не обеспечивают образования хрусталика. Заканчивая обсуждение скудных примеров, Шпеманн вынужден признать, что «принцип двойного обеспечения» можно подчинить более общему «синергетическому принципу развития».

Поскольку очевиден регуляторный характер морфогенетических корреляций, проблема синергетизма станет яснее, если ее расчленить на два вопроса: о значении способности коррелирующих систем к самодифференцировке в нормальном развитии особи и об удельном весе этой способности в эмбриогенезе разных видов. К сожалению, ставя эти вопросы, мы пока не можем дать на них ответа, потому что механика развития, в попытках нащупать общие закономерности, до сих пор была слишком мало склонна считаться с историческим развитием организмов и почти не затрагивала индивидуальной изменчивости на эмбриональных стадиях.

Судя по имеющимся наблюдениям, присутствие индуктора рядом со способным реагировать материалом всегда обеспечивает типичный образовательный эффект. Способность к самодифференцировке рисуется на фоне взаимодействия, как избыточная тенденция. Именно поэтому Шпеманн говорит о двойном обеспечении. Д. П. Филатов считает, что «вариирование подготовленности линзы или ее ранней детерминации, предшествующей детерминации из чаши, совершилось под прикрытием глазной чаши и под действие естественного отбора не подпало, так как различные случаи регулировались всегда до полноценной линзы» (Фила-

тов, 1934b, стр. 454). Не исключено однако, что тенденция закладочного материала имеет приспособительное значение, например, ускоряя частный морфогенез в соответствии с общими темпами дифференцировки эмбриона. Более того, картины, наблюдаемые при экспериментальной индукции, подтверждают правило, что вполне нормальный орган может образоваться только на нормальном месте. В комплекс нормальных условий, очевидно, входит и некоторое соответствие потенций реактора с активностью индуктора*. Но никакое приспособление не бывает абсолютным. Поэтому сразу возникает вопрос, характеризует ли известная самостоятельность закладок более прогрессивные формы, или же она является показателем относительно примитивных отношений?

Мысленно легче представить себе возникновение системы на основе полной зависимости зачатков и дальнейшую эволюцию в сторону их автономизации. Такое мнение обычно и высказывают авторы, затрагивавшие вопрос об историческом развитии факторов образования хрусталика (Spemann, 1907; Dürken, 1919; Филатов, 1925; Машковцев, 1936 и др.). По отношению к глазному бокалу этот вопрос не оформился, поскольку самые разнообразные эксперименты показывают, что он может развиться автономно. Зависимость зачатков представлялась односторонней («реляция» по терминологии Дюркена). Теперь мы видим, что способность к самодифференцировке не исключает значительной реактивности эмбрионального глаза; его развитие тоже подвержено внешним воздействиям и так или иначе обусловлено органическим окружением. Теперь есть основание ставить вопрос об эволюции обоюдной зависимости компонентов данной корреляционной системы. Направление и пути этого процесса остаются неясными, пока не обрисованы картины сходства и различия внутренних факторов эмбриогенеза ни в одной, хотя бы узкой, систематической группе. Едва ли можно говорить об эволюции в сторону мозаичного морфогенеза, как о некоторой общей закономерности. Многочисленные работы по «проблеме линзообразования» намечают целый вариационный ряд с обоими крайними звеньями в пределах одного рода *Rana*, а с другой стороны, полную зависимость хрусталика у таких далеко отстоящих форм, как, например *Triton taeniatus* и *Rana catesbiana*. Регуляционный тип развития характерен для всех позвоночных, и наиболее прогрессивные классы — теплокровные животные — не составляют исключения **.

Естественно допустить, что одинаковые органогенезы основаны на одних и тех же принципах; это подтверждается, между прочим, ксенопластическими пересадками. Но историческое изменение организации, несомненно, связано с эволюцией организующих факторов. И даже более — повидимому, один и тот же орган может развиваться в разных группах позвоночных в силу различных связей (Филатов, 1934b; Машковцев, 1936). По Филатову, «преемственность морфологических изменений остается или может оставаться постоянной, в то время как система влияний, под действием которых происходят эти изменения, перестраивается: детерминирующие влияния то сосредоточиваются в одном источнике, то растекаются по разным» (Филатов, 1934b, стр. 454). Наиболее глубоко анализирует проблему и наиболее полно освещает положение вещей акад. Шмальгаузен. Он считает вероятным прогрессивное упрощение и уточнение связей, обусловливающих отдельные образования, и показывает, что этот процесс может быть понят только с учетом развития организма как целого (Шмальгаузен, 1938).

Те отношения, которые выступают в экспериментах над глазом и в некоторых других, намечают, по крайней мере, возможность филогенетического изменения корреляций. Дело будущих сравнительно-экспериментальных исследований охарактеризовать конкретную эволюцию корреляционных систем и выявить ее закономерности.

---

* Лазарев (1938) показал различную силу индукционного действия глазного бокала у Bufo vulgaris и B. viridis (при помощи гомопластических и межвидовых пересадок брюшного эпителия).

** В частности это относится к развитию глаза у птиц (Alexander, 1937).

ВЫВОДЫ

1. Контакт глазного пузыря с покровной эктодермой может вызвать образование ретины и хрусталика, если даже соприкасающиеся участки по своему предыдущему развитию имели иное значение.

2. В естественных условиях в контакт вступают те места эктодермы и глаза, где способность к данной реакции наиболее высока.

3. Корреляция зачатков может быть более или менее полной. Обоюдная индукция либо вызывает морфогенез и локализует дополняющие друг друга образования, либо, по крайней мере, компенсирует недостаточную образовательную активность компонентов, обостряя градуальные различия в их материале, и уточняет местоположение закладок, определяя их величину.

4. В обоих случаях взаимодействие частей выступает не только как условие дифференцировки, но и как фактор, интегрирующий систему; коррелятивно устанавливаются пространственные соотношения и пропорции составляющих ее структур. Взаимозависимость закладок облегчает также регуляцию системы при сдвигах, которые, судя по индивидуальной изменчивости формообразования на ранних стадиях, происходят довольно часто.

5. В опытах экстирпации и трансплантации, как известно, иногда проявляется тенденция линзогенного района эктодермы к образованию хрусталика и, еще более отчетливо, способность глазного зачатка к самодифференцировке (Mangold, 1931; Драгомиров, 1935). Это является выражением иных детерминирующих связей, частью более ранних, чем разбираемая здесь корреляция. Работы по «проблеме линзообразования» наметили межвидовые различия в процессах детерминации хрусталика и поставили вопрос об эволюции зависимости его от глазного бокала (Шпеманн, Дюркен, Филатов). Теперь способность глаза к самодифференцировке тоже следует рассматривать на фоне его взаимодействия с хрусталиком; возникает вопрос о значении и происхождении этой способности. Таким образом, еще более углубляется проблема эволюции данной корреляционной системы.

Институт эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова.
Академия Наук СССР.

Поступило
14. IV. 1939.

ЛИТЕРАТУРА

1 Гостеева М., Биол. журн., 4, 447—459, 1935.
2 Драгомиров Н. И., Тр. Інст. зоол. та біол. АН УРСР, 8, 25—144, 1935.
3 Драгомиров Н. И., Доклады АН СССР, XV, 1, 61—64, 1937.
4 Драгомиров Н. И., Известия АН СССР, ОМЕН, Сер. биол., 1, 9—50, 1938.
5 Драгомиров Н. И., Доклады АН СССР, XXIII, 4, 398—401, 1939.
6 Лазарев Н. И., Тр. Инст. эксперим. морфогенеза МГУ, 6, 97—101, 1938.
7 Мануилова Н. А., Биол. журн., 4, 3—18, 1935.
8 Машковцев А. А., Известия АН СССР, ОМЕН, Сер. биол., 5, 945—997, 1936.
9 Попов В. В., Кислов М. Н., Никитенко М. Ф. и Чантуришвили П. С., Доклады АН СССР, 16, 245—248, 1937.
10 Филатов Д. П., Биол. журн., 3, 261—268, 1934a.
11 Филатов Д. П., Успехи соврем. биол., 3, 440—456, 1934b.
12 Чантуришвили П. С., Тр. Инст. эксперим. морфогенеза МГУ, 6, 177—182, 1938.
13 Шмальгаузен И. И., Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, Изд. АН СССР, Москва, 1938.
14 Adelmann H. B., J. Exp. Zool., 57, 223—281, 1930.
15 Alderman A. L., J. Exp. Zool., 70, 205—232, 1935.
16 Alexander L. E., J. Exp. Zool., 75, 41—68, 1937.
17 Beckwith C. J., J. Exp. Zool., 49, 217—249, 1927.
18 Bell E. T., Arch. mikrosk. Anat., 68, 279—296, 1906.
19 Bell E. T., Arch. Entw.-mechan., 23, 457—478, 1907.
20 Child C. M., Roux' Arch., 117, 21—66, 1929.
21 Dragomirow N., Roux' Arch., 116, 633—668, 1929.
22 Dragomirow N., Roux' Arch., 126, 636—662, 1932.
23 Dragomirow N., Roux' Arch., 129, 522—560, 1933.
24 Dragomirow N., Roux' Arch., 134, 716—737, 1936.
25 Dürken B., Einführung in die Experimentalzoologie, Berlin, 1919.

[26] Ekman G., Arch. Entw.-mechan., 40, 121—130, 1914.
[27] Fessler F., Arch. Entw.-mechan., 46, 169—201, 1920.
[28] Filatow D., Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.-mechan., 104, 50—71, 1925.
[29] Grünwald P., Roux' Arch., 133, 664—693, 1935.
[30] Harrison R. G., Roux' Arch., 120, 1—55, 1929.
[31] Harrison R. G., Amer. Nat., 67, 306—321, 1933.
[32] Herbst C., Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Leipzig 1901.
[33] Holtfreter J., Biol. Zbl., 53, 404—431, 1933.
[34] Holtfreter J., Roux' Arch., 132, 308—383, 1934.
[35] Ikeda Y., Roux' Arch., 136, 676—680, 1937.
[36] Lehmann F. E., Roux' Arch., 113, 123—171, 1928.
[37] Lehmann F. E., Biol. Zbl., 53, 471—496, 1933.
[38] Levy O., Arch. Entw.-mechan., 20, 335—376, 1906.
[39] Lewis W. H., Amer. J. Anat., 3, 505—536, 1904.
[40] Lewis W. H., Amer. J. Anat., 7, 259—276, 1907.
[41] Mangold O., Naturwiss., 14, 1169—1175, 1926.
[42] Mangold O., Erg. Biol., 7, 193—403, 1931.
[43] Needham J., Waddington C. H. a. Needham D. M., Proceed. Roy. Soc. B., 144, 393—422, 1934.
[44] Pasquini P., Atti Accad. Naz. Lincei, Ser. VI, Rend. 6, 537—541, 1927.
[45] Pasquini P., Atti Pont. Accad. Sci., 82, 103—115, 1929.
[46] Pasquini P., J. Exp. Zool., 61, 45—95, 1932.
[47] Sato T., Roux' Arch., 128, 342—377, 1933.
[48] Spemann H., Verh. anat. Ges., 15 Vers., Bonn, 61—79, 1901.
[49] Spemann H., Verh. Deutsch. Zool. Ges., 17, 22—48, 1907.
[50] Spemann H., Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol., 32, 1—98, 1912a.
[51] Spemann H., Zool. Jb., Suppl. 15, 3 Bd, 1—48, 1912b.
[52] Spemann H., Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung, Berlin, 1936.
[53] v. Ubisch L., Z. wiss. Zool., 129, 213—252, 1927.
[54] Weiss P., Physiol. Rev., 15, 639—674, 1935.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Фиг. 1. *Amblystoma mexicanum*, *Atl* = 11. Поперечный разрез через голову оперированной личинки на уровне зрительных нервов; 11 дней после операции, произведенной на стадии первичных глазных пузырей. Реплантат на фото слева

Fig. 1. *Amblystoma mexicanum*, *Atl* = 11. Cross section through the head of an operated larva at the level of the optic nerves. Eleven days after operation, performed at the stage of primary optic vesicles. Replant on the photograph to the left

Фиг. 2. *A. mexicanum*, *Atl* = 20. Область правого глаза на фронтальном срезе. Латеральная, индуцированная ретина соприкасается с хрусталиком (срез прошел через его эпителиальный покров); первичная ретина обращена в противоположную сторону. Операция на стадии ранних глазных бокалов; фиксация через 11 дней

Fig. 2. *A. mexicanum*, *Atl* = 20. Region of right eye on a frontal cut. Lateral, induced retina is in contact with the lens (the section has passed through epithelium of the lens); the primary retina faces medially. Operation at the stage of early optic cups; fixation after 11 days

Фиг. 3. *A. mexicanum*, *Atl* = 21. Фронтальный срез. В оперированном глазу первичный зрачок представлен узкой щелью; под роговицей рудиментарный хрусталик, прилегающий к вентральному краю добавочной ретины. Стадии те же, что и в предыдущем случае

Fig. 3. *A. mexicanum*, *Atl* = 21. Frontal section. In the operated eye the primary pupil is represented by a narrow slit; under the cornea there is a rudimentary lens which is adjacent to the ventral border of the additional retina. The stages are the same, as in the preceeding case

Фиг. 4. *Hyla arborea*, *Htl* = 4. Реплантат на поперечном срезе. Первичная ретина в виде придатка в медиальной части глаза, зрачок ее почти замкнут. 10 дней после операции

Fig. 4. *Hyla arborea*, *Htl* = 4. Replant on a cross section. Primary retina having the appearance of an appendix in the medial part of the eye; its pupil is nearly closed. 10 days after operation

Фиг. 5. *H. arborea*, *Htl* = 8. Реплантат, состоящий из двух ретин, соединенных вентрально на месте глазного стебелька индифферентной тканью. 10 дней после операции

Fig. 5. *H. arborea*, *Htl* = 8. Replant consisting of two retina connected ventrally at the point of the optic stalk by indifferent tissue. 10 days after operation

Фиг. 6. *Pelobates fuscus*, *Ptep* = 47. Оперированный глаз обращен зрачком вентрально. Добавочная ретина является продолжением первичной и образуется в той части глазного бокала, которая прижата к линзогенному эпителию. 48 часов после операции

Fig. 6. *Pelobates fuscus*, *Ptep* = 47. The operated eye faces ventrally. Additional retina is a continuation of the primary one, and it is formed in that part of the optic cup, wich is pressed against the lens-forming epithelium. 48 hours after operation

Фиг. 7. *Pelobates*, *Ptep* = 22. Реплантат с вентральным зрачком; пигментный листок, примыкающий к коже, превращается в маленькую добавочную ретину. 4 суток после операции

Fig. 7. *Pelobates*, *Ptep* = 22. Replant with ventral pupil; the pigment epithelium layer adjacent to the skin is transformed into a small additional retina. 4 days after operation

Фиг. 8. *Pelobates*, *Ptep* = 56. Поперечный срез. Различимы первичная сетчатка с хрусталиком, в который упирается регенерационный выступ мозга, и латеральная часть, с одним из двух индуцированных хрусталиков. Вентрально под глазом ткань обонятельного мешка, захваченная при операции вместе с линзогенным эпителием. 4 дня после операции.

Fig. 8. *Pelobates*, *Ptep* = 56. Cross section. The primary retina with lens, against which the regenerative outgrowth of the brain is pressed, and the lateral part, with one of the two induced lenses are discernable. Ventrally, under the eye is the tissue of the olfactory sac grafted together with the lens-forming epithelium. 4 days after operation.

Фиг. 9. *Pelobates*, *Ptep* = 11. Графическая реконструкция двойного глаза, образовавшегося в результате операции. (Вид спереди. Пигментный эпителий и сосудистая оболочка не изображены.) Латерально (на рисунке слева) индуцированная ретина (*R'*) с хрусталиком (*l'*); медиальная, большая часть глаза представляет собой первичную ретину (*R*); ее зрачок обращен медиовентрально и содержит более крупный, хорошо развитый хрусталик (*l*). Фиксация через 6 дней

Fig. 9. *Pelobates*, *Ptep* = 11. Graphic reconstruction of the double eye, having formed as a result of operation. Anterior view. Pigment epithelium and chorioidea are not drawn. Laterally (on the figure to the left) the induced retina (*R'*) with lens (*l'*); the medial, greater, part of the eye repreesents the primary retina (*R*); its pupil is turned medioventrally and it contains a larger, well developed lens (*l*). Fixation after 6 days

Фиг. 10. *Ptep* = 11. Один из ростральных срезов через глаз, изображенный на фиг. 9. Видны эндотелий роговицы и дифференцирующаяся эпидермальная ее часть

Fig. 10. *Ptep* = 11. One of the rostral sections through the eye, represented in fig. 9. The differentiating epidermal part and the endothelium of the cornea are seen

Фиг. 11. *Ptep* = 11. Срез через каудальную область того же глаза (первичные ретина и хрусталик)

Fig. 11. *Ptep* = 11. Section through the caudal region of the same eye (primary retina and lens).

Фиг. 12. *Pelobates*, *Ptep* = 70. Графическая реконструкция правого глаза. (Вид спереди. Пигментный эпителий и сосудистая оболочка не изображены.) Каждая из двух ретин с хрусталиком. Первичный зрачок обращен дорзомедиально и каудально, а вторичный — латеровентрально. Фиксирован через 7 дней после операции. Обозначения, как на фиг. 9

Fig. 12. *Pelobates*, *Ptep* = 70. Graphic reconstruction of the right eye. (Anterior view. Pigment epithelium and chorioidea are not represented.) Each of the two retina with a lens. The primary pupil is turned dorso-medially and caudally, while the second one faces latero-ventrally. Fixed 7 days after operation. Abbreviations like in fig. 9.

Фиг. 13. *Ptep* = 70. Срез через индуцированную часть двойного глаза, изображенного на фиг. 12.

Fig. 13. *Ptep*. = 70. Section through the induced part of the double eye, represented in fig. 12.

Фиг. 14. *Ptep* = 70. Срез через каудальный отдел двойного глаза; от индуцированной ретины на срез попала только периферическая часть (на фото слева).

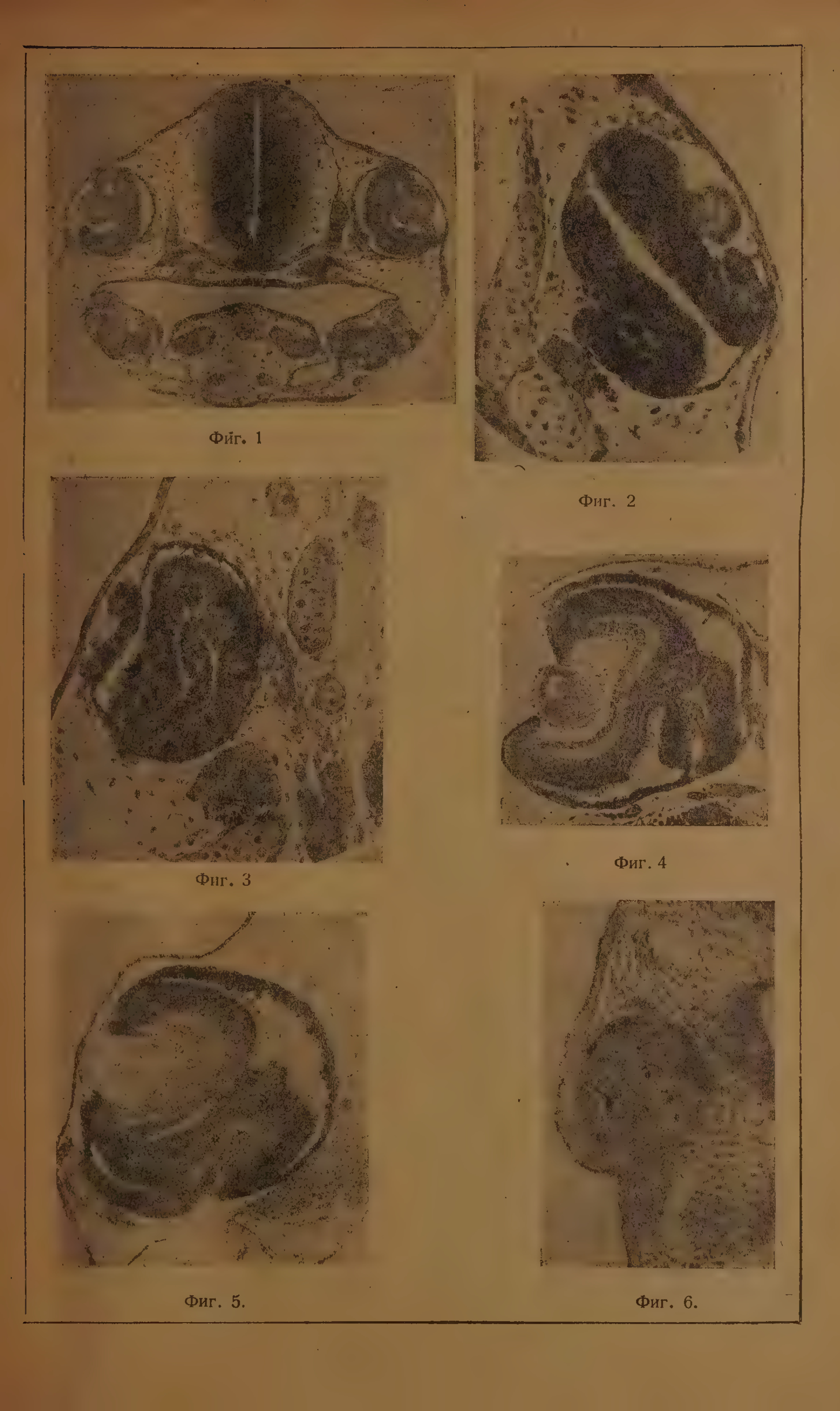
Fig. 14. *Ptep* = 70. Section through the caudal part of the double eye; from induced retina only the peripheric part got onto the cut (on the photograph to the left).

Фиг. 15. *Rana arvalis*, *Ratep* = 2. Поперечный срез через глазную область головы. Оперированный глаз (на фото слева) развился в измененной ориентации. Фиксация через 6 дней.

Fig. 15. *Rana arvalis*, *Ratep* = 2. Cross section through the eye region of the head. Operated eye (on the figure to the left) has developed in a changed orientation. Fixation after 6 days

Фиг. 16. *Amblystoma mexicanum*, *Ap* = 5. Трансплантированный глаз в области пронефроса, на поперечном срезе. Зрачковая впадина с закладкой хрусталика обращена дорзомедиально; наружный листок в том месте, где он прижат к эпидермису, превращается в добавочную ретину. Фиксация через 48 часов

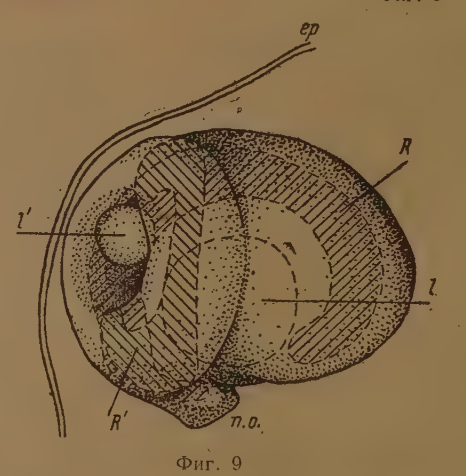
Fig. 16. *Amblystoma mexicanum*, *Ap* = 5. Eye grafted into the region of the pronephros, on a cross section. The pupilar cavity with the rudiment of the lens is turned dorso-medially; that area of the outer layer, where it is pressed to the epidermis, is transformed into an additional retina. Fixation after 48 hours


Фиг. 1
Фиг. 2
Фиг. 3
Фиг. 4
Фиг. 5.
Фиг. 6.

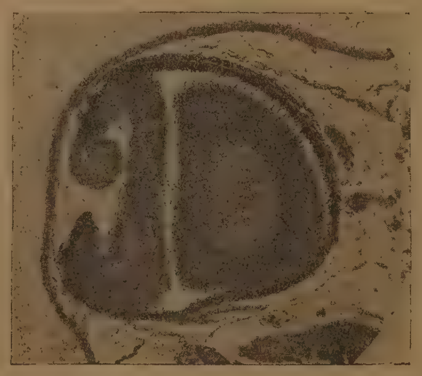


Фиг. 7

Фиг. 8



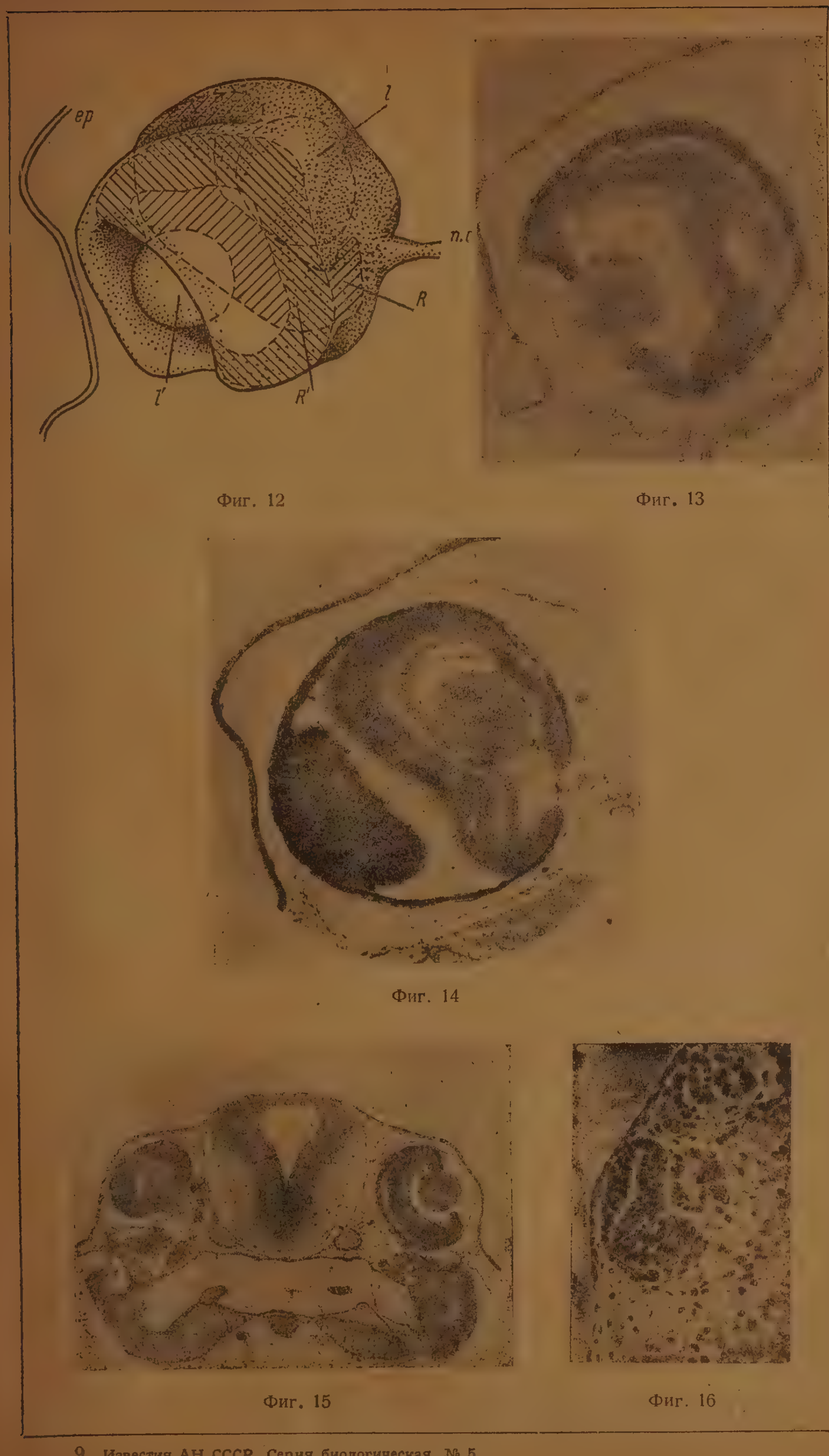
Фиг. 9



Фиг. 10



Фиг. 11



Фиг. 12

Фиг. 13

Фиг. 14

Фиг. 15

Фиг. 16

N. J. DRAGOMIROV. CORRELATION IN THE DEVELOPMENT OF ECTODERMAL RUDIMENTS OF THE EYE

SUMMARY

Many experimental researches exist concerning the influence of the optic cup on the development of the lens. While, as regards the inverse morphogenetic action, — the question seemed to be solved in a negative way; because the optic vesicles are formed before the lenses, the material of the future eyes being already determined in the medullary plate, and in grafting it displays an ability for typical self-differentiation.

Nevertheless, the author's experiments show the possibility of deep organizing interaction.

Determination of the parts of the optic cup occurs much later than that of the rudiment as a whole (1932, 1933). In *Triton taeniatus* the potencies of areas of the primary optic vesicle are not segregated, and there exists no determined anlage of the retina; the specificity of the distal wall of the vesicle becomes fixed only during the period of its contact with the covering ectoderm (1935). Further investigations have made apparent that the organization of the eye may be exposed to external influences: formation of retina out of the pigment epithelium layer may be called forth as a reaction to contact with the wall of the labyrinth especially with its neuroepithelial spots (1936, 1938).

From this follows the assumption that contact of the optic vesicle with the lens-forming ectoderm assists the differentiation of the eye*.

The present investigation deals with experimental verification of this assumption. The results have already been published in brief communications (1937, 1939). The experiments consisted in turning the eye rudiment or in transplantation it in such a way that the prospective pigment epithelium layer should come in contact with the covering ectoderm. Operations were performed on embryos of the *Amblystoma mexicanum*, *Triton taeniatus*, *Pelobates fuscus*, *Hyla arborea*, *Rana arvalis* and *R. esculenta*. The variety of species was made use of only in order to examine the possibility of contact reaction, because it could be supposed that this possibility was not everywhere equally clear. Embryos were operated at various stages of development, but always within that period, when the lens-forming ectoderm is in close contact with the future retina.

1. *Turning the eye; presumptive lens was left in its place in the epidermis.*

Axolotl (*Amblystoma mexicanum*).

The behavior of the turned eye rudiment radically differs depending on the age of the operated embryo.

If the operation was performed at the stage of primary optic vesicles, then the replant always became to a correctly orientated eye (14 cases). The pupil faces towards the covering ectoderm and it contains a lens (fig. 1). The optic nerve usually goes along the shortest way to the bottom of the brain; its fibres pass through the retina in the ventrocaudal quadrant of the eye, as in the norm, notwithstanding that the eye, in the majority of cases was turned over with the stalk upwards. Delay of histological differentiation of the optic cup and lens is regularily repeated. The operation is always negatively reflected on the dimensions of both.

As it seems, the turned optic vesicle is shaped and differenciates under the influence of new connections. Contact with the lens-forming ectoderm calls forth the thickening of the adjoining wall of the vesicle and formation of retina, whereas the opposite wall, deprived of such influence, becomes pigment epithelium. The slack development of the rudiment may be caused by the expenditure of energy for

---

* This seemed the more probable, as already previously was shown the same action in the opposite direction: contact of the embryonal retina may call forth the formation of a fibrous nucleus in the lens vesicle and may thereby contribute to the polarization of the structure of the lens (1929, 1932).

its reconstruction. In particular, histogenesis of the retina is probably retarded, because it develops out of the prospective pigment epithelium, i. e. out of a material in which determination primarily proceeded in another direction. From this point of view, underdevelopment of the lens may be considered as a consequence of induction either delayed, or interrupted for a time. It is known that only the retinal wall of the optic cup is capable of inducing the lens; therefore, in the given experiment, the lens-forming ectoderm was abandoned to its own forces, until beside it began the development of retina.

It is not excluded that after the operation the replant, in some cases, turned back and assumed a more or less normal position. However it is difficult to admit that such a turn back was always quite accurate.

The same operation at the stage of optic cups (stage 27/28) provides quite another result. In 9 larvae out of 10, in the graft developed two retinae — the lateral and medial ones (fig. 2 and 3).

Apparently, at the stage of optic cup, the presumptive retina is already determined to such an extent that it can develop independently, in the turned over eye. At the same time, the prospective pigment epithelium preserves its ability to be transformed into retina under the influence of the ectoderm. As a result, the turn leads to the development of two retina in the eye. The rate of histogenesis of both of them does not diverge too much, because the primary retina preserves a certain inertia of development, while for the induced one the absence of inertia owing to the radical change of the trend of development, — is compensated by the positive influence of the inductor, i. e. of the lens-forming ectoderm. As should be expected, histogenesis of the graft nevertheless lags behind the development of normal retina, in which both factors — initial determination and influence of the lens are summed up.

In experiments of the same kind induction of the second retina is also observed in *Hyla arborea* (fig. 4 and 5), *Rana arvalis* and *R. esculenta*.

2. *Turning the eye together with the lens-forming ectoderm.*

In this experiment the prospective pigment epithelium layer comes in contact not with the future lens, but with the ectoderm, moving up in place of the latter. The lens-forming epithelium remins connected with the presupmtive retina, and that after turning, — by developing into a lens, — it favours the correct development of the medial part of the eye.

Pelobates fuscus. A positive result was obtained when operating at various stages, from primary optic vesicles until formed optic cups with sac-like rudiments of lenses. Out of 39 successful cases, when the eye has more or less preserved the orientation given it, induction of an additional retina occurred in 12 cases (fig. 6—14); in the remaining ones — towards the skin is turned the pigment epithelium, and on it is laid down the chorioidea. If contact with the ectoderm is sufficiently close and of long duration, the induced retina may, in its turn, induce the lens (fig. 8, 9, 10, 12 and 13).

Some not quite clear cases of induction occurred in analogous experiments on the axolotl and on *Triton taeniatus*.

3. *Transplantation of the eye under the skin of the head. Pelobates.* In all cases, — when the eye, grafted at the stage of primary optic vesicle, with the thickened distal wall and the thin medial one, adhers to the epithelium, — there develops in it a second retina. In three larvae induction of the retina by the epidermis is indubitable; in one it is probable. In two cases the newly formed retina has induce the lens.

4. *Transplantation of the eye under the skin into the region of pronephros.* In one case, in the axolotl induction occurred (fig. 16).

Comparison of the results obtained with data known in literature, about the factors of development of the optic cup and lens leads to the following conclusions.

1. Contact of the optic vesicle with the covering ectoderm may call forth formation of retina and lens, even if the areas coming into contact had another significance in their previous development.

2. In normal conditions those places of the ectoderm and eye come into contact, where the ability to the reaction is the highest.

3. Correlation of the rudiments may be more or less complete. Mutual induction either calls forth morphogenesis and localizes structures complementing one another, or at least, it compensates the insufficient forming activity of the constituents, aggravating the gradual differences in their material, and render more precise the location of the rudiments, determining their size.

4. In both cases, interaction of parts appears not only as condition of differentiation, but also as a factor which integrates the system; the spacial relations and proportions of the structures forming the latter are established correlatively. Interdependence of rudiments also facilitates the regulation of the system in displacement of its prospective constituents, which occurs rather frequently, judging from individual variability formative processes at early stages of embryonic development.

5. In experiments of extirpation and grafting, as well known, sometimes is manifested a tendency of the lens-forming area of the ectoderm to form a lens, and still more clearly, the ability of the eye rudiment for self-differentiation (Mangold, 1931; Dragomirov, 1935). This is the expression of other determining connections, partly more early ones, than the correlation analyzed here. Studies concerning the «lens problem» have shown the differences between species in regard to the process of determination of the lens and have set up the question of the evolution of its dependence on the optic cup (Spemann, Dürken, Filatov). Now, the ability of the eye for self-differentiation should also be examined with account of interaction between the optic vesicle and the lens; there arises the question about the importance and origin of this ability. Thus, the problem of evolution of the examined correlative system is deepened still more.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

ТАТЬЯНА ИВАНОВА

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ

1. РАЗВИТИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА В ПРОЦЕССЕ МЕТАМОРФОЗА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

(Представлено академиком **И. И. Шмальгаузеном)**

Введение

Из большого количества работ, посвященных изучению метаморфоза амфибий, наиболее интересными являются исследования, касающиеся внутренних факторов этого сложного и столь специфического явления. Стремление найти внутреннюю причину, обусловливающую метаморфоз амфибий, после ряда не вполне удачных попыток, относящихся к прошлому столетию, привело, наконец, к постановке классических работ, которые показали, что процесс метаморфоза обусловливается функцией желез внутренней секреции. Начало этому направлению было положено работами Гудернача (1912, 1914), который впервые установил связь этого процесса с эндокринной системой. Автор кормил личинок Anura различными органами млекопитающих, используя мышцы, зобную железу, надпочечник, гипофиз, щитовидную железу, семенники, яичники и печень, и обнаружил, что у головастиков, получавших в пищу щитовидную железу, наблюдался ускоренный метаморфоз. Это обстоятельство нашло свое подтверждение в последующих многочисленных опытах ряда исследователей. Наряду с этим было установлено, что щитовидная железа не только ускоряет метаморфотические процессы, но также и в состоянии вызывать метаморфоз у неотенических форм амфибий [Лауфбергер (1913), Кауфман (1917)].

Зависимость метаморфоза от деятельности щитовидной железы, обнаруженная в опытах по гипертиреоидизации личинок, была подтверждена экспериментами по тиреоидэктомии. Как показали опыты Аллена (1916—1925), Хоскинса и Хоскинс (1918, 1919), личинки Anura, лишенные щитовидной железы, не способны метаморфозировать. Однако искусственная тиреоидизация тиреоидэктомированных личинок приводит их к метаморфозу. Таким образом, сложилось достаточно обоснованное представление о том, что метаморфоз амфибий является процессом, находящимся в прямой зависимости от деятельности щитовидной железы. Опыты Адлера (1914) и Аллена (1916—1925) показали, что в случае удаления гипофиза у личинок Anura метаморфоз не наступает, однако искусственная тиреоидизация гипофизэктомированных личинок приводит их к метаморфозу. По Смису (1916, 1920), щитовидная железа гипофизэктомированных животных дегенерирует. Эти данные позволили наметить связь между функцией щитовидной железы и деятельностью гипофиза в процессе метаморфоза.

Действительно, в последнее время из передней доли гипофиза выделен тиреотропный гормон, приводящий щитовидную железу в состояние гиперфункции, которое обычно наблюдается в период, предшествующий метаморфозу и во время активных метаморфотических изменений. Результаты экспериментов приведенных выше авторов легли в основу гормональной теории метаморфоза, так богато и детально разрабатываемой в настоящее время.

Однако нам кажется, что изучение метаморфоза не может ограничиваться исследованием роли лишь эндокринных факторов в этом явлении. Во-первых, специфическая реактивность тканей на действие тиреоидного гормона находится в зависимости от внешних и внутренних условий. Достаточно указать, например, что не все возрастные стадии головастиков дают в одинаковой мере специфическую реакцию метаморфоза на тиреоидное воздействие (Алешин, 1936). Кроме того, предполагается, что роль гормона щитовидной железы может сводиться лишь к возбуждению в тканях биохимических реакций, которые следуют друг за другом со всей необходимостью и в строгой последовательности, результатом которых и является вся совокупность формообразовательных процессов во время метаморфоза (Алешин, 1935, 1936). Чтобы продвинуться дальше в изучении механизма метаморфотических процессов, необходимо подвергнуть исследованию факторы, регулирующие отправления тканей, состояние которых является решающим для осуществления метаморфотического процесса. К таким факторам надо отнести, кроме гуморальной среды, нервные импульсы, поступающие из нервной системы, тем более что и гуморальная среда меняется в зависимости от нервных раздражений, поступающих к тем или иным внутренним органам. Кроме того, функция эндокринных желез находится в зависимости от ряда факторов как внешнего, так и внутреннего характера. Несомненно, что для всестороннего выяснения интересующего нас вопроса необходимо изучить связь действующих эндокринных компонентов с нервной системой, как мощным регулятором физиологических отправлений.

Наряду с изложенными выше соображениями о возможном значении нервной системы в процессе метаморфоза, не может быть исключено предположение о существовании филогенетически создавшихся нервных центров, оказывающих влияние на координацию метаморфотических процессов. Повидимому, не является случайным, что первые попытки отыскания общей причины метаморфоза прежде всего привели к изучению именно нервной системы.

К исследователям, поставившим вопрос о значении нервной системы для метаморфотических явлений надо отнести Бабака (1905) и Винтребера (1905). Для изучения этого вопроса представляет интерес также работа Ж. Леба, относящаяся еще к 1897 г., в которой автор, правда, в совершенно иной связи и в более широком аспекте, ставит вопрос о влиянии центральной нервной системы на явления метаморфоза, рассматривая этот вопрос, как частный случай более общей проблемы морфогенетического значения центральной нервной системы. Таким образом Леб видел логические основания для постановки этой проблемы. Правда, Леб своими экспериментами дал лишь отрицательное решение последней, но результаты его исследования никак нельзя признать исчерпывающими и полноценными, чтобы считать эту проблему уже решенной, тем более что последующими опытами Бабака (1905) намечена связь между центральной нервной системой и процессом метаморфоза. Однако этот вопрос не получил дальнейшей разработки, а впоследствии внимание этого автора было привлечено эндокринными факторами (о чем свидетельствует более поздняя работа Бабака, 1913). Таким образом, вопрос о значении нервной системы в метаморфозе остался открытым.

Нам казалось целесообразным вновь подвергнуть изучению этот вопрос потому, что он имеет большое значение для проблемы механики развития, в каком бы смысле он ни был разрешен, и тем более, если его решение будет положительным, т. е. выяснится связь между центральной нервной системой и морфогенетическими явлениями. Постановка этого вопроса имеет своей целью не опровержение установленной морфогенной роли эндокринной системы, но предполагает лишь объяснение значения нервной системы в морфогенетическом процессе в свете современных положений эндокринологии и физиологии нервной системы.

Изучение значения центральной нервной системы в процессе метаморфоза должно базироваться на данных о закономерностях естественного развития этой системы в личиночный период. Представляется вероятным, что нервная система

подвергается специфическим изменениям в течение этого процесса, что может быть обусловлено изменением ее функции и гуморальной среды метаморфозирующего животного. В литературе есть указания, что в условиях тиреоидэктомии развитие нервной системы тормозится (Аллен, 1924), тогда как гипертиреоидизация личинок, по данным Шульце (1924), влечет усиленное и неправильное развитие мозга (см. также Куксей, 1922).

Таким образом, нам казалось необходимым предпослать нашему основному исследованию экскурс в изучение закономерностей естественного развития центральной нервной системы. Имеющаяся по этому вопросу литература освещает, с одной стороны, лишь эмбриональный период развития амфибий, и, с другой — касается анатомии нервной системы взрослого организма. Развитие нервной системы в личиночный период не нашло достаточного отражения в литературе.

Развитие мозга, как и всякий иной формообразовательный процесс, включает в себя явления роста и дифференцировки. Настоящая работа предполагает, главным образом, изучение роста головного мозга и его отделов в искусственно выделенный период жизни головастиков, тогда как структура мозга остается предметом наших дальнейших исследований.

Материал и метод

Для наблюдения были использованы личинки *Pelobates fuscus**. Головастики *Pelobates fuscus* имеют наибольшие размеры по сравнению с другими видами, обитающими в окрестностях Москвы. Так, вес личинки этого вида перед началом метаморфоза в пять и более раз превышает вес головастика *Rana temporaria* (объект, наиболее часто используемый в работах по изучению метаморфоза). Следовательно, головастики *Pelobates fuscus* являлись наиболее удобным, по своим размерам, объектом для изучения центральной нервной системы, если принять во внимание ее относительно незначительные размеры у личинок амфибий. Известно, что головастики этого вида плохо переносят условия лабораторного содержания, даже если бы они были взяты из природы на поздних стадиях развития. Несмотря на благоприятные условия (температура, обильное питание, регулярная смена воды, объем аквариумов), которые удается создать, у личинок наблюдаются регрессивные изменения, выражающиеся в падении веса не только органов, подверженных в период метаморфоза резорбции, но даже пролиферирующих (задние конечности). Поэтому мы решили использовать для нашего исследования материал, добытый непосредственно из природы. С этой целью головастики за один день до опыта были взяты из естественного водоема. Предварительно учитывалось состояние водоема (обеспечивающего оптимальные условия развития) и характер развития личинок в период, предшествующий нашим опытам. Известно, что, как отмечал в свое время Пфлюгер (1883), головастики *Pelobates fuscus* в некоторых водоемах перезимовывают более часто, чем представители других видов *Anura*. Это обстоятельство обусловливается, вероятно, как генетическими факторами, так и моментом откладки икры и влиянием внешних факторов (размеры водоема, питание, температура, и т. п.). Поэтому головастики брались из водоемов, в которых заведомо имелись генерации личинок только данного года, полностью завершающих свое личиночное развитие в течение лета**.

Особенности развития головастиков *Pelobates fuscus* не позволили нам брать личинок для исследования через равные промежутки времени, и потому мы подбирали головастиков в определенной последовательности по стадии развития, сопоставление данных по которым позволило впоследствии представить всю динамику развития личинок за определенный период. Для подбора головастиков по стадиям мы руководствовались рядом внешних признаков, которые находятся,

---

* Экспериментальная часть работы была проведена на Кропотовской биостанции Института экспериментального морфогенеза.

** В течение последних лет водоемы полностью пересыхали в конце лета, что устранило возможность перезимовывания головастиков.

как показало дальнейшее исследование, в соответствии с общим развитием: учитывалась в основном степень развития конечностей и хвоста. Таким образом, мы руководствовались тем же принципом, что и Криженецкий (1924, 1926), а позже Бляхер (1928). Криженецкий намечает девять различных стадий для учета метаморфотических изменений у головастиков. В наших опытах были использованы головастики также девяти различных стадий, с той лишь разницей по сравнению с номенклатурой Криженецкого, что первая была отнесена на несколько более поздний срок, и, таким образом, интервалы между отдельными (особенно предшествующими метаморфозу) стадиями были уменьшены. Даем краткую характеристику признаков отдельных стадий.

I стадия: зачатки задних конечностей не дифференцированы.
II стадия: намечается дифференциация пальцев, суставы не развиты.
III стадия: можно отчетливо различить расчленение конечностей на бедро и голень, угол между последними тупой, конечности прижаты к хвосту.
IV стадия: признаки активного движения задних конечностей, угол между бедром и голенью равен прямому или меньше.
V стадия: задние конечности принимают активное участие в плавании; под кожей наблюдается движение передних конечностей.
VI стадия: активное движение передних конечностей под кожей, единичные случаи прободения (правой) оперкулярной мембраны, бедро задней конечности может плотно прижиматься к туловищу.
VII стадия: прорезались обе передние конечности, резорбируется хвост, отпадают роговые челюсти, кишечник полностью освобожден от содержимого, изменилась окраска желчи и печени.
VIII стадия: хвост составляет $^2/_3$ своей максимальной длины (резорбировалось более половины органа по весу).
IX стадия: резорбция хвоста заканчивается.

Первые пять стадий охватывают период развития головастиков, предшествующий метаморфозу. Шестая стадия является переходной, а последние три характеризуют период активных метаморфотических процессов *.

Таким образом, соответственно указанным стадиям, в наших опытах были использованы головастики 9 серий с колебаниями в количестве особей от 15 до 25 в каждой. С целью более объективного сравнения изменений головного мозга с общим развитием головастиков учитывались параллельно линейные и весовые показатели ряда органов. Измерялась общая длина головастика (от верхней челюсти до кончика хвоста), длина хвоста (от плоскости сечения, перпендикулярной к оси хвоста, у основания задних конечностей, до кончика хвоста) и длина кишечника (как наиболее чувствительный индикатор для суждения об интенсивности метаморфоза). Устанавливался вес всего головастика, хвоста, задних и передних конечностей, жабр и печени. По каждому из перечисленных индикаторов вычислялось среднее для каждой серии.

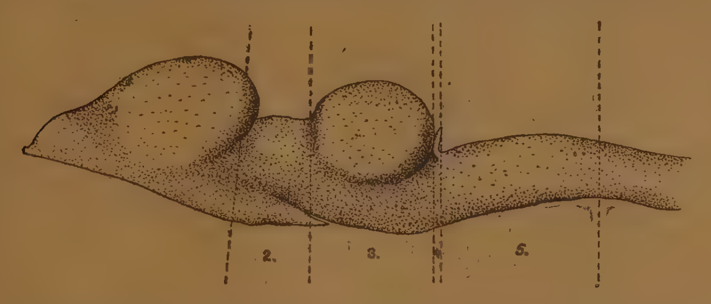
Головы головастиков каждой серии, в целях уплотнения мозга (нормальная консистенция мозга не позволяет произвести точное расчленение его на отделы), помещались в 70° и далее в 96° спирт. Затем вскрывались черепная коробка и позвоночный столб, вынимался головной мозг вместе со спинным и вновь помещался в 96° спирт. После того как мозги всех головастиков одной серии были отпрепарированы, мозг каждой личинки подвергался расчленению на отделы.

Здесь надо упомянуть, что мозг лягушки включает в себя следующие отделы: telencephalon — передний мозг, в состав которого входят обонятельные доли (lobi olfactorii) и большие полушария (hemispherium); промежуточный мозг — diencephalon, несущий на дорзальной стороне эпифизис, а с вентральной сто-

* Конечно, произведенное нами разделение головастиков по стадиям ни в какой мере не претендует на универсальность, а служит лишь техническим приемом для характеристики использованного в данной работе материала.

роны образующий lobus infundibularis, к которому прилегает гипофиз; mesencephalon — средний мозг, дорзальная сторона которого состоит из шарообразных выростов, называемых lobi optici; rhombencephalon — задний мозг, включающий в себя мозжечок (cerebellum) с подмозжечковой областью (regio subcerebellaris) и продолговатый мозг (medulla oblongata), который незаметно переходит в спинной мозг.

Параллельные плоскости, проходящие в дорзо-вентральном направлении через дорзальные границы мозговых отделов, разделяли мозг на пять частей: telencephalon, diencephalon, mesencephalon, cerebellum вместе с regio subcerebellaris и medulla oblongata. Последняя отделялась от спинного мозга на расстоянии одного миллиметра от 4-го желудочка (фиг. 1), затем производилось суммарное для каждой серии взвешивание каждого отдела головного мозга. В результате расчетов мы получали средний вес для каждого из них.



Фиг. 1. Схема расчленения головного мозга головастика: *1* — большие полушария вместе с обонятельными долями, *2* — промежуточный мозг; *3* — средний мозг; *4* — мозжечок вместе с подмозжечковой областью; *5* — продолговатый мозг

Все наблюдения на головастиках были проведены дважды. Во втором опыте были использованы головастики из другого водоема. Таким образом, мы располагали данными двух параллельных опытов (*A* и *B*), обработанные материалы по которым сведены отдельно в соответствующие таблицы.

Экспериментальная часть

Для выяснения закономерностей развития головного мозга в интересующий нас период жизни головастиков необходимо рассмотреть данные по развитию мозга на фоне общего развития личинки, представление о котором можно получить путем исследования размеров и веса всего головастика и некоторых его органов, которые в процессе метаморфоза подвергаются резким изменениям, поддающимся однако количественному учету. Исходя из этого, индикаторами общего развития личинок в нашем опыте служили изменения длины и веса всего головастика и хвоста, веса задней конечности и длины кишечника.

Полученные материалы, характеризующие в весовых и линейных показателях развитие и метаморфотические изменения головастиков по первому опыту (*A*), даны в табл. 1.

Из приведенных данных наибольший интерес представляют данные по весу, как наиболее объективно и ярко отражающие процесс роста и резорбции, а также длина кишечника, столь характерно изменяющаяся в процессе метаморфоза.

Последовательное сравнение линейных и особенно весовых данных позволяет заключить, что все девять исследованных нами серий представляют собою ряд последовательных стадий в период, предшествующий метаморфозу, и в период собственно метаморфоза. Переход одной фазы развития в другую начинается между Va и VIa сериями (стадиями). Первая фаза прометаморфоза характеризуется явлениями интенсивного роста. В серии Ia вес головастика равняется 2066.7 мг, в серии Va он уже составляет 5302.9 мг, т. е. вес головастика увели-

Таблица 1

Изменение веса и линейных размеров всего головастика и его некоторых органов. Опыт *А*

Серии	Длина, в мм			Вес, в мг			
	тела	хвоста	кишечника	тела	хвоста	задней конечности	головного мозга
Ia	58.8	29.3	203.0	2066.7	345.8	3.7	5.29
IIa	69.3	42.5	295.6	3542.6	750.0	10.0	8.25
IIIa	72.8	48.8	359.1	3929.3	872.0	23.1	11.54
IVa	78.5	51.0	366.7	4993.3	1100.0	58.7	13.50
Va	81.1	52.6	344.2	5302.9	1207.0	120.4	13.15
VIa	81.9	54.1	299.9	4961.3	1329.3	179.0	14.15
VIIa	69.9	46 6	89.6	3750.0	997.0	271.1	15.33
VIIIa	50.4	29.5	44.5	2648.6	411.8	305.4	15.50
IXa	41.1	19.5	43.3	2522.0	242.0	322.1	15.90

чивается в $2^1/_2$ раза. Вес хвоста в серии Ia составляет 345.8 мг, а в серии VIa он равен 1329.3 мг, т. е. в 3.8 раза больше исходного веса для данного опыта. Наиболее интенсивным ростом отличается задняя конечность: ее масса увеличивается за тот же срок в 49 раз. Вес задней конечности в серии Ia составляет всего лишь 3.7 мг, тогда как в серии VIa он достигает 179 мг. В это время задние конечности уже вполне сформированы и функционируют. Для полноты характеристики исследованных нами личинок приведем также изменения, претерпеваемые кишечником. Длина последнего в серии Ia была 203 мм и в серии VIa — 299.9 мм.

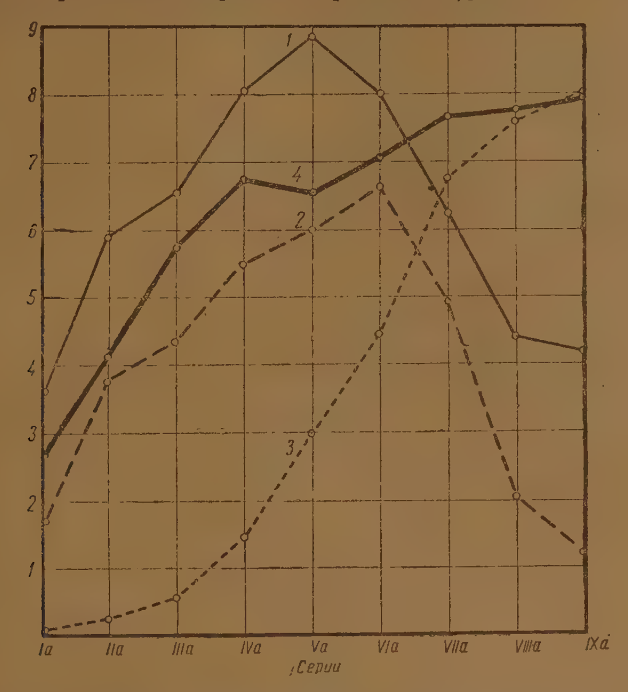
Вторая фаза собственно метаморфоза характеризуется падением общего веса головастиков, редукцией ряда органов и замедлением ростовых процессов. Вес головастика падает, достигая в серии IXa первоначальной величины — 2522.0 мг. Вследствие резорбции вес хвоста снижается в серии IXa до 242.0 мг. Скорость роста конечности резко снижается. Ее масса в серии IXa достигает 322.1 мг, т. е. вес конечности увеличился по сравнению с серией VIa всего лишь в 1.8 раза. Кишечник, как наиболее чувствительный индикатор, отчетливо характеризует метаморфотические изменения личинок, его длина уменьшается до предельных размеров (43.3 мм), после чего обычно наблюдается дефинитивный рост кишечника. Следовательно, последняя серия опыта представлена головастиками, уже значительно приближающимися к фазе дефинитивного развития. Основные данные, приведенные в табл. 1, изображены графически (фиг. 2).

Кривые веса тела, хвоста, задней конечности совпадают с аналогичными кривыми по развитию головастиков R. temporaria, приведенными в работе Войткевича (1936). Автор на большом материале, взятом непосредственно из природы через р а в н ы е п р о м е ж у т к и в р е м е н и, проследил развитие головастиков до полного завершения метаморфоза. Это совпадение дает нам право с значительной долей вероятности допустить, что интервалы между стадиями развития головастиков нашего опыта более или менее равнозначны по времени.

Сопоставляя с общим развитием головастиков изменение веса их головного мозга (табл. 1 и фиг. 2), можно констатировать, что рост* головного мозга в целом протекает на протяжении всего исследованного нами периода. Некоторая депрессия в росте головного мозга наблюдается в период, несколько предшествующий началу метаморфоза. Далее, увеличение массы головного мозга опять продолжается, но с меньшей интенсивностью. Вес головного мозга в серии Ia составляет 5.3 мг. В серии IVa его вес достигает 13.5 мг, т. е. масса мозга увеличивается в 2.5 раза, затем наступает депрессия. В серии VIa вес мозга равен 14.1 мг, т. е. прирост по сравнению с серией IVa составляет лишь 4.4%. В период метаморфоза рост мозга не прекращается, но протекает более медленно по сравнению

* Изменение веса животного или отдельного органа в течение определенного отрезка времени является одним из наиболее полноценных показателей роста (Шмальгаузен, 1935).

с периодом, предшествующим депрессии. Вес мозга в серии IXa достигает 15.9 мг, т. е. прирост по сравнению с серией IVa равен 12.4%.



Фиг. 2. Развитие головастиков (опыт *А*). Весовые данные: *1* — весь головастик — одно деление на оси ординат = 600 мг; *2* — хвост — 1 деление на оси ординат = 200 мг; *3* — задняя конечность — 1 деление на оси ординат = 40 мг; *4* — головной мозг — 1 деление на оси ординат = 2 мг

Аналогичные результаты получены и во втором опыте (*В*). В табл. 2 приведены материалы, характеризующие (как и в первом опыте) общее развитие головастиков и дополненные данными по изменению веса печени и жабр.

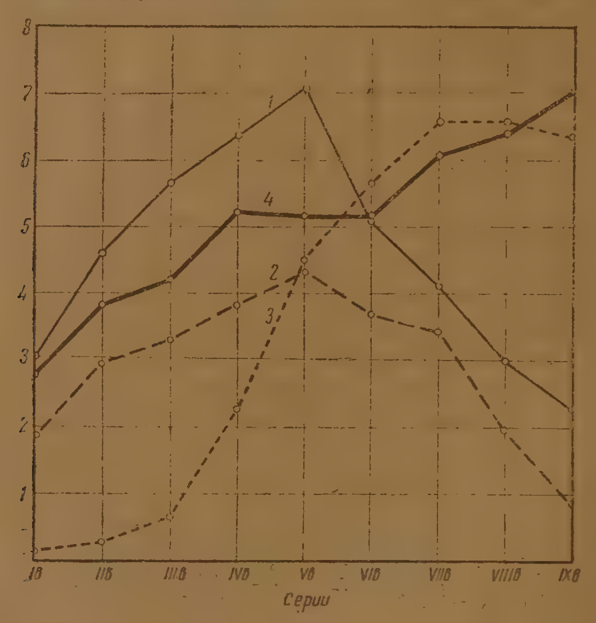
Таблица 2

Изменение веса и линейных размеров всего головастика и его некоторых органов. Опыт *В*

Серии	Длина, в мм			Вес, в мг					
	тела	хвоста	кишечника	тела	хвоста	задней конечности	печени	жабр	головного мозга
Ib	56.6	35.2	225.4	1828.3	372.2	2.1	20.3	33.6	5.61
IIb	64.9	39.4	291.9	2762.5	591.5	4.9	33.0	42.0	7.76
IIIb	66.3	40.3	310.6	3388.5	661.5	12.8	42.7	50.5	8.47
IVb	70.4	43.8	345.0	3822.0	767.5	45.9	56.0	58.4	10.59
Vb	72.7	44.8	352.9	4238.0	862.0	89.7	68.2	56.7	10.43
VIb	68.8	43.6	239.2	3061.9	739.3	112.6	61.9	45.7	10.40
VIIb	66.3	41.6	145.0	2462.7	690.0	132.3	49.7	22.7	12.20
VIIIb	55.2	35.6	48.5	1789.4	395.3	133.3	50.3	3.8	12.85
IXb	42.5	25.5	37.0	1365.0	177.5	137.5	49.5	0	14.17

Головастики первых пяти серий относятся к различным стадиям прометаморфоза, который характеризуется интенсивными ростовыми явлениями во всех

исследованных органах. Вес головастика серии Ib равен 1828.3 мг, серии Vb — 4238.0 мг, т. е. увеличивается в 2.3 раза. Вес хвоста личинки серии Ib составляет 372.2 мг, в серии Vb — 862.0 мг, т. е. возрастает также в 2.3 раза. Вес печени в этот же период увеличивается в 3.3 раза (от 20.3 мг до 68.2 мг). Жабры увеличиваются по весу от 33.6 мг до 56.7 мг, т. е. в 1.7 раза. Вес конечности изменяется от 2.1 мг (серия Ib) до 89.7 мг (серия Vb): масса этого органа увеличивается в 43 раза. Длина кишечника для серии Ib равна 225.4 мм и для серии Vb 352.9 мм. Следующие четыре серии представлены головастиками, находящимися в процессе метаморфоза. Этот период характеризуется падением веса всего головастика и ряда его органов, а также замедлением роста конечностей. Вес головастика в серии IXb — 1365 мг, вес хвоста составляет лишь 177.5 мг, печень также в период метаморфоза несколько падает в весе до 49.5 мг. Жабры



Фиг. 3. Развитие головастиков (опыт *В*). Весовые данные: *1*—весь головастик — одно деление на оси ординат = 600 мг; *2*—хвост — 1 деление на оси ординат = 200 мг; *3*—задняя конечность — 1 деление на оси ординат = 20 мг; *4*—головной мозг — 1 деление на оси ординат = 2 мг

в серии IXb резорбировались полностью. Резорбционные процессы в кишечнике закончились, длина его — 37.0 мм. Рост задней конечности во время метаморфоза замедляется, ее масса за этот период увеличивается лишь в 1.4 раза и вес достигает 137.5 мг. Соотношение в развитии отдельных органов более наглядно выявляется в графическом изображении (фиг. 3).

Интенсивный рост головного мозга, как и в опыте (*А*), имеет место до начала метаморфоза. В серии Ib вес головного мозга равен 5.61 мг, в серии IVb его вес равен 10.59 мг, т. е. масса мозга увеличивается почти в 2 раза. Затем наступает депрессия, вес мозга не изменяется до серии VIb включительно, где он также равен 10.40 мг. В период метаморфоза наблюдается дальнейший рост мозга, но более медленный по сравнению с периодом прометаморфоза: в серии IXb его вес достигает 14.17 мг, прирост по сравнению с серией IVb составляет 36.2%.

Как известно, закономерности роста в различные периоды онтогенеза животного не остаются однозначными; они изменяются в связи с изменением внутренних условий, которое является следствием развития организма. Рост

различных органов в организме протекает неодинаково в смысле скорости и периодичности. Не имея в своем распоряжении точного учета времени, ввиду высказанных в методической части причин, и не имея возможности дать математическое выражение скорости роста головного мозга, нам все же хотелось получить некоторое представление о характере роста этого органа. С этой целью нам казалось интересным отнести вес головного мозга к общему весу головастика и сравнить относительные веса головного мозга и других органов на всех последовательных стадиях развития личинки.

Изменения относительного веса головного мозга (в отношении к весу всего головастика), по сравнению с относительным весом других органов, приведены в табл. 3.

Таблица 3

Отношение веса некоторых органов головастика к его общему весу. Опыт *А* и опыт *В*

Опыт *А*		Опыт *В*				
Серии	Головной мозг, в промиллях	Серии	Головной мозг, в промиллях	Задняя конечность, в процентах	Печень, в процентах	Жабры, в процентах
Ia	2.56	Ib	3.07	0.12	1.11	1.84
IIa	2.33	IIb	2.81	0.18	1.19	1.52
IIIa	2.92	IIIb	2.50	0.38	1.56	1.49
IVa	2.72	IVb	2.77	1.20	1.47	1.53
Va	2.47	Vb	2.46	2.12	1.61	1.34
VIa	2.85	VIb	3.40	3.67	2.01	1.49
VIIa	4.09	VIIb	4.95	5.37	2.02	0.92
VIIIa	5.85	VIIIb	7.18	7.39	2.81	0.21
IXa	6.31	IXb	10.38	9.34	3.62	0.00

Анализ приведенных данных показывает, что в период, предшествующий метаморфозу и характеризующийся явлениями роста во всем организме, относительный вес мозга после падения, обнаруженного в начале обследованного периода развития головастиков, повышается до момента наступления депрессии в росте мозга (IIa—IVa и IIIb—IVb, фиг. 4 и 5). В период резкого замедления роста мозга относительный вес последнего падает, а затем с наступлением метаморфотических изменений вновь резко повышается; следовательно, перед наступлением метаморфоза в жизни личинок имеется период, характеризующийся относительно интенсивным увеличением массы головного мозга. Это положение подтверждается и сравнением относительного веса мозга с относительным весом других органов в том отношении, что скорость роста мозга в исследуемый период, повидимому, не уступает скоростям роста других органов за исключением конечности, рост которой в это время происходит весьма интенсивно.

Относительный вес обследованных органов в период метаморфоза в меньшей степени выражает специфичность их развития, так как резкие изменения в сторону увеличения относительного веса головного мозга и конечности, а также некоторое повышение относительного веса печени определяются главным образом падением веса головастика. Относительный вес жабр в период метаморфоза падает вследствие их полной резорбции.

Интересно проследить развитие отдельных частей головного мозга. Процесс метаморфоза затрагивает все системы органов головастика. В результате превращения животное меняет условия существования и поведение. Вполне возможно, что эти изменения в строении и функциональных отправлениях личинки сопровождаются изменениями в соотношении развития различных частей головного мозга.

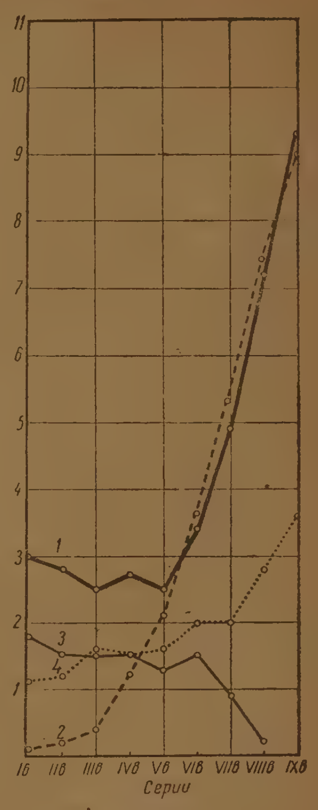
В табл. 4 приведены средние веса каждого отдела головного мозга личинок всех стадий по первому опыту (*А*).

Фиг. 4. Изменение относительного веса головного мозга (опыт *А*): *1*—головной мозг — 1 деление на оси ординат = 1‰

Фиг. 5. Изменение относительного веса некоторых органов головастиков (опыт *В*): *1* — головной мозг. 1 деление на оси ординат = 1‰; *2* — задняя конечность. 1 деление на оси ординат = 1%; *3* — жабры. 1 деление на оси ординат = 1%; *4* —печень. 1 деление на оси ординат = 1%



Фиг. 4.



Фиг. 5.

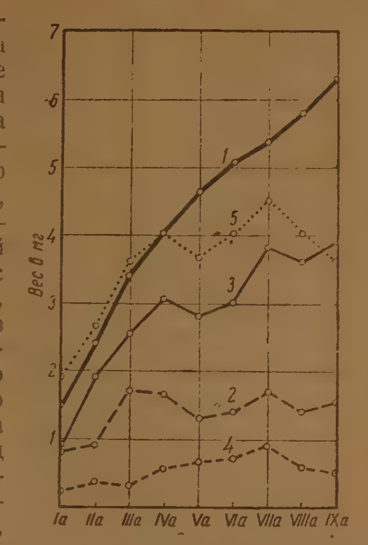
Таблица 4

Вес различных отделов головного мозга, в мг. Опыт *А*

Серии	Большие полушария и обонятельные доли	Промежуточный мозг	Средний мозг	Мозжечок	Продолговатый мозг
Ia	1.528	0.778	0.875	0.222	1.889
IIa	2.416	0.916	1.875	0.375	2.667
IIIa	3.384	1.692	2.538	0.308	3.615
IVa	4.000	1.667	3.250	0.583	4.000
Va	4.667	1.333	2.818	0.667	3.667
VIa	5.077	1.385	3.000	0.692	4.000
VIIa	5.374	1.667	3.833	0.917	4.500
VIIIa	5.800	1.400	3.600	0.600	4.100
IXa . . .	6.334	1.556	3.889	0.500	3.625

Масса отдельных частей головного мозга весьма различна. Так, например, в первой серии вес переднего мозга составляет 1.53 мг, промежуточного мозга — 0.78 мг, среднего мозга — 0.87 мг, мозжечка — 0.22 мг и продолговатого мозга — 1.89 мг. В начале исследуемого периода (Ia—IVa) наблюдается рост всех отделов мозга, вследствие этого вес этих частей мозга у личинок серии IVa значительно выше: передний мозг достигает 4 мг, промежуточный мозг — 1.67 мг, средний мозг — 3.25 мг, мозжечок — 0.58 мг и продолговатый мозг — 4 мг.

Далее в период, непосредственно предшествующий метаморфозу (IVa—VIa), скорость роста всех отделов мозга резко падает. Вследствие этого вес различных отделов головного мозга личинок серии VIa почти не отличается от веса тех же отделов мозга личинок серии IVa (исключение представляет передний мозг, рост которого продолжается): передний мозг весит 5.07 мг, промежуточный мозг—1.38 мг, средний мозг—3 мг, мозжечок — 0.69 мг и продолговатый мозг — 4 мг. Это явление можно связать с усиленным поступлением тиреоидного гормона, вследствие вступления щитовидной железы в состояние гиперфункции, и с процессами дифференцировки мозга (что может быть установлено гистологическим анализом), ибо известно, что процессы дифференцировки и процессы роста находятся в обратной зависимости. В период метаморфоза наиболее четко выявляются особенности роста каждого отдела мозга: промежуточный мозг продолжает испытывать депрессию, его вес достигает 1.56 мг, тогда как скорость роста больших полушарий вновь возрастает и их масса увеличивается до 6.33 мг. Рост среднего мозга возобновляется, но скорость роста его к концу метаморфоза падает. В серии IXa он весит 3.89 мг. Мозжечок на первых стадиях метаморфоза интенсивно растет, достигая предельной величины уже в серии VIIa — 0.92 мг, затем его рост прекращается и наблюдается падение веса до 0.5 мг. Продолговатый мозг отчетливого роста в этот период не обнаруживает. Колебания в его весе не могут служить основой для более детальных выводов, так как они могут быть следствием неточности границы между продолговатым и спинным мозгом. Кривые, характеризующие развитие каждого отдела мозга, представлены на фиг. 6. Различие в скорости роста различных отделов головного мозга определяет изменения в соотношении их конечных (в отношении исследуемого периода) размеров. Если сопоставить процентное соотношение частей мозга в начале исследованного периода (серия I), в начале метаморфоза (серия VI), когда возобновляется рост мозга после отмеченной выше депрессии, и в конце его (серия IX), то мы выясним определенные закономерности в развитии различных отделов головного мозга.



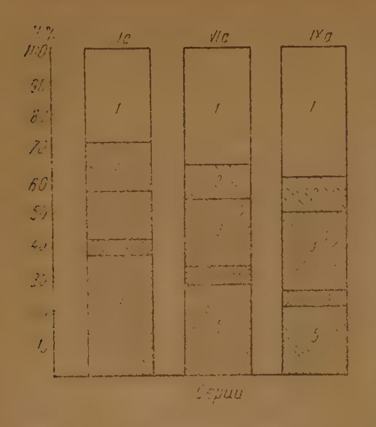
Фиг. 6. Изменение веса различных отделов головного мозга (опыт *А*): *1*—передний мозг; *2*—промежуточный мозг; *3*—средний мозг; *4*—мозжечок; *5*—продолговатый мозг. 1 деление на оси ординат = 1 мг

Таблица 5

Соотношение различных отделов головного мозга (в процентах к общему весу головного мозга). Опыт *А*

Серии	Большие полушария вместе с обонятельными долями	Промежуточный мозг	Средний мозг	Мозжечок	Продолговатый мозг
Ia	28.87	14.71	16.54	4.20	35 68
VIa	35 87	9.79	21.19	4.88	28.27
IXa	39.76	9.78	24.45	3.14	22.87

На ранней стадии развития личинок (серия Ia) наибольшим отделом является продолговатый мозг; он составляет 35.68% от общего веса головного мозга, затем следуют большие полушария вместе с обонятельными долями — 28.87%, средний мозг — 16.54%, промежуточный мозг — 14.71% и, наконец,



Фиг. 7. Соотношение частей головного мозга на различных стадиях развития головастиков (в % к общему весу головного мозга): 1 — передний мозг; 2—промежуточный мозг; 3—средний мозг; 4—мозжечок вместе с подмозжечковой областью; 5—продолговатый мозг. 1 деление на оси ординат = 10%

мозжечок составляет всего лишь 4.20% по отношению к весу всего мозга. Головастики серии VIa уже вступили в период метаморфоза, они прошли через период интенсивных ростовых изменений, и соотношение между частями мозга значительно изменилось: здесь наибольшую часть головного мозга составляют большие полушария — 35.87%, затем продолговатый мозг— 28.27%, далее средний мозг — 21.19%, относительный вес промежуточного мозга падает до 9.79%, мозжечок составляет 4.88%. На последней стадии (IXa) имеет место следующее соотношение: передний мозг составляет 39.76% всей массы головного мозга, затем следует средний мозг, достигший 24.45%, продолговатый мозг — 22.87%, промежуточный мозг имеет то же отношение — 9.78%, относительный вес мозжечка несколько падает, до 3.14%. Данные, характеризующие соотношение различных частей головного мозга в период развития головастиков, приведены на фиг. 7. Таким образом, можно констатировать, что в процессе роста головного мозга преимущественно, по сравнению с другими отделами, развиваются большие полушария и средний мозг.

Результаты первого опыта получили подтверждение при анализе материалов параллельного опыта (*B*). Обработанные данные по развитию частей головного мозга головастиков второго опыта приведены в табл. 6.

Таблица 6

Вес различных отделов головного мозга, в мг.
Опыт *B*

Серии	Большие полушария вместе с обонятельными долями	Промежуточный мозг	Средний мозг	Мозжечок	Продолговатый мозг
Ib	1.769	0.769	1.308	0.231	1.538
IIb	2.824	1.000	1.588	0.176	2.176
IIIb	2.929	0.867	2.071	0.334	2.267
IVb	3.764	1.118	2.353	0.471	2.353
Vb	3.915	1.158	2.353	0.421	2.556
VIb	3.662	1.158	2.684	0.368	2.526
VIIb	4.699	1.071	2.786	0.571	3.071
VIIIb	4.613	1.234	3.129	0.477	3.396
IXb	5.667	—	3.000	0.500	3.500

Как это уже было показано в первом опыте, в период, предшествующий метаморфозу, имеет место интенсивный рост всех отделов головного мозга (Ib—IVb). Позже рост всех отделов головного мозга почти прекращается (фиг. 8). Вес переднего мозга у головастиков серии Ib равен 1.77 мг, в IVb — 3.76 мг, VIb — 3.66 мг. Соответственно промежуточный мозг имеет вес: 0.77 мг, 1.12 мг, 1.16 мг; средний мозг: 1.30 мг, 2.35 мг, 2.68 мг; мозжечок: 0.23 мг, 0.47 мг, 0.37 мг; продолговатый мозг: 1.54 мг, 2.35 мг, 2.52 мг. Возобновление роста головного мозга происходит после вступления головастиков в фазу метаморфоза (VIb). Передний мозг головастиков серии IXb достигает 5.67 мг, средний мозг — 3 мг, мозжечок — 0.5 мг, продолговатый мозг — 3.50 мг; промежуточный мозг головастиков серии VIIIb весит 1.23 мг. В начале метаморфоза еще продолжается состояние некоторой депрессии. Затем начинается рост больших полушарий и

рост среднего мозга, промежуточный мозг отчетливого роста не обнаруживает. Мозжечок растет в начале метаморфоза, затем его рост прекращается. В отличие от опыта (*А*) наблюдается рост продолговатого мозга (фиг. 8).

В целях выяснения интенсивности роста частей головного мозга было вычислено отношение веса каждого отдела по сериям к его весу в первой (исходной) серии.

Полученные таким образом данные приведены в табл. 7 и 8.

Таблица 7

Отношение веса каждого отдела головного мозга к его весу в первой серии. Опыт *А*

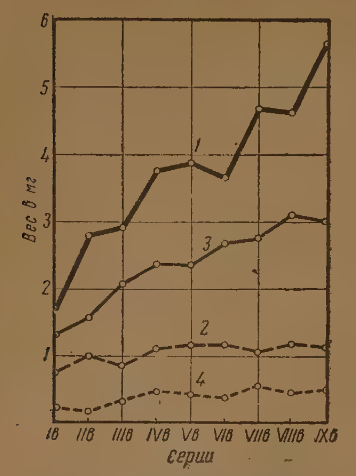
Серии	Большие полушария вместе с обонятельными долями	Промежуточный мозг	Средний мозг	Мозжечок	Продолговатый мозг
Ia	1	1	1	1	1
IIa	1.58	1.18	2.15	1.69	1.41
IIIa	2.21	2.17	2.90	1.34	1.91
IVa	2.61	2.14	3.71	2.63	2.12
Va	3.05	1.71	3.22	3.00	1.94
VIa	3.33	1.78	3.43	3.11	2.12
VIIa	3.51	2.14	4.38	4.13	2.38
VIIIa	3.79	1.80	4.11	2.70	2.17
IXa	4.14	2 00	4.44	2.25	1.92

Таблица 8

Отношение веса каждого отдела головного мозга к его весу в первой серии. Опыт *В*

Серии	Большие полушария вместе с обонятельными долями	Промежуточный мозг	Средний мозг	Мозжечок	Продолговатый мозг
Ib	1	1	1	1	1
IIb	1.60	1.30	1.21	0.76	1.41
IIIb	1.66	1.13	1.58	1.44	1.47
IVb	2.13	1.45	1.79	2.04	1.52
Vb	2.21	1.51	1.79	1.83	1.66
VIb	2.07	1.51	2.05	1.59	1.64
VIIb	2.66	1.39	2.13	2.47	2.00
VIIIb	2.61	1.60	2.39	2.06	2.21
IXb	3.20	—	2.29	2.16	2.28

Из сравнения данных, характеризующих интенсивность роста отдельных частей головного мозга головастиков обоих опытов (см. также фиг. 9 и 10), следует, что в течение исследуемого периода наиболее интенсивно развиваются передний и средний мозг. К концу развития вес этих отделов превышает исходный вес в 4 раза (табл. 7), тогда как промежуточный и продолговатый мозг увеличивается лишь в 2 раза. Мозжечок растет почти с такой же интенсивностью, как и высшие отделы головного мозга. Интересно отметить, что в начале метаморфоза наблюдается интенсивный рост этого органа в течение небольшого периода, после которого наблюдается падение его веса. Наибольшие размеры мозжечка совпадают именно с той стадией развития личинки, когда вполне функционируют задние конечности, прорезываются передние конечности и еще функционирует резорбирующийся хвост.



Фиг. 8. Изменение веса различных отделов головного мозга (опыт *В*): *1* — передний мозг; *2* — промежуточный мозг; *3* — средний мозг; *4* — мозжечок. 1 деление на оси ординат = 1 мг

В отношении функционального значения мозжечка известно, что он имеет прямое отношение к регуляции мышечного тонуса и координации движений, и именно в тот момент, когда в организме увеличивается количество функционирующих мышечных органов и появляются новые функции, мозжечок имеет наибольшую массу.

Данные опыта (*В*) (табл. 8 и фиг. 10) менее отчетливо, но все же обнаруживают те же закономерности.

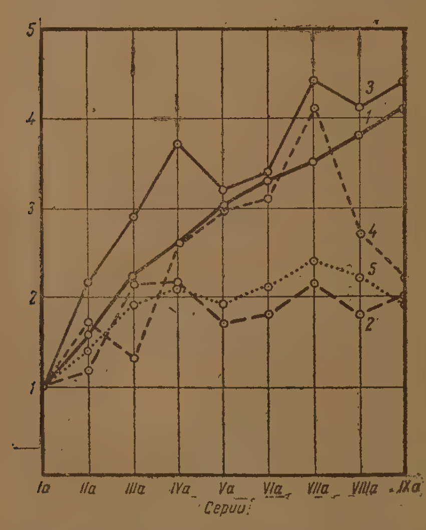
Обсуждение результатов и выводы

На основании приведенного материала, можно отметить некоторые закономерности в развитии головного мозга.

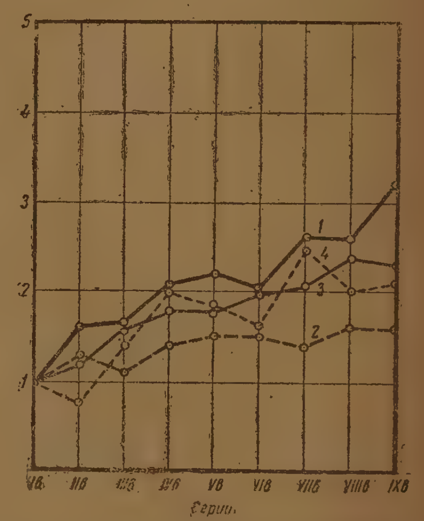
1. Интенсивный рост головного мозга происходит в период развития личинки, характеризующийся явлениями интенсивной пролиферации во всем организме.

2. Снижение скорости роста головного мозга наблюдается в период непосредственно перед началом метаморфоза, что совпадает с повышенной секрецией щитовидной железы, отчетливо обнаруженной гистологическим исследованием еще на предшествующей стадии.

Ранее рядом авторов было показано, что метаморфотические процессы сочетаются с гиперсекрецией щитовидной железы. Так, например, Алешин (1935, 1936) показал, что гиперфункция щитовидной железы и усиленная экскреция тиреоидного гормона предшествует началу метаморфотических явлений у голо-



Фиг. 9. Интенсивность роста различных отделов головного мозга (опыт *А*): *1* — передний мозг; *2* — промежуточный мозг; *3* — средний мозг; *4* — мозжечок; *5* — продолговатый мозг. 1 деление на оси ординат = 1



Фиг. 10. Интенсивность роста различных отделов головного мозга (опыт *В*): *1* — передний мозг; *2* — промежуточный мозг; *3* — средний мозг; *4* — мозжечок. 1 деление на оси ординат = 1

вастиков R. temporaria. Аналогичное явление отмечено также в работах Эткина (1930) и Войткевича (1936), которые, однако, наблюдали картину повышенной деятельности gl. tyreoidea и в период активных метаморфотических процессов.

В связи с этим следует указать на данные Шульце (1924), который установил, что гормон щитовидной железы оказывает влияние на развитие головного мозга: гипертиреоидизация влечет усиление развития мозга. Однако при анализе результатов его работы остается неясным, что подразумевается под термином «развитие» — дифференциация или рост. Если автор имел в виду дифференциацию, то уменьшение скорости роста мозга в период повышенной функции щитовидной железы может получить определенное объяснение.

3. Во время метаморфоза, т. е. в период, характеризующийся процессами дифференциации и резорбции, интенсивность роста головного мозга ниже, чем в начальный период прометаморфоза.

4. Исходя из положения, высказанного Шмальгаузеном (1935), что скорость роста органа падает обратно пропорционально времени, протекшему от момента его закладки, нужно было бы ожидать, что скорость роста мозга в исследуемый нами период будет самой низкой по сравнению с скоростью роста других органов и всего организма в целом. Если даже принять оговорку, что, чем дальше идет развитие организма, т. е., чем он старше, тем меньшее значение имеют различия во времени закладки органа, то все же в отношении мозга, как органа, наиболее рано закладывающегося и дифференцирующегося, согласно указаниям Шмальгаузена (1935) и его школы (Балинский, 1935), надо было бы ожидать отставания в росте по сравнению с другими органами и понижающейся кривой, изображающей его относительный вес к общему весу тела.

По данным Шмальгаузена, в период эмбрионального развития цыпленка относительный вес мозга характеризуется понижающейся кривой. Кривая относительного веса мозга в нашем опыте имеет некоторые особенности. Как показано в табл. 3 и на фиг. 4 и 5, в то время, когда происходит интенсивный рост головастика (фаза прометаморфоза), причем в это время растут и органы значительно более поздней закладки, чем мозг, — имеет место период (IIa—IVa и IIb—IVb), когда относительный вес мозга отнюдь не падает и даже обнаруживает некоторую тенденцию к повышению, следовательно скорость его роста в этот период не ниже скорости роста других органов. Исключением в данном случае является задняя конечность, которая обладает чрезвычайно высокой скоростью роста, вследствие поздней закладки. В период метаморфоза, когда происходит падение веса тела за счет редукции ряда ларвальных органов и дифференцировки, относительный вес мозга значительно возрастает. Таким образом, на основании изложенного, мы считаем возможным отметить, что в период личиночного развития имеет место относительно высокая скорость роста головного мозга. Это положение вполне согласуется с указаниями Шмальгаузена (1935), который пишет: «Поскольку весь жизненный процесс разделяется на отдельные периоды, характеризующиеся физиологически (по крайней мере, зародышевая жизнь, период детства, юность, зрелость, иногда личиночный период), и процесс роста естественно разделяется на соответствующие периоды со своими специфическими внутренними и внешними условиями этого процесса». Вероятно, в изучаемый нами период имеют место специфические внутренние условия, определяющие сравнительно интенсивный рост головного мозга.

5. Различные отделы головного мозга в изучаемый период развиваются неравномерно. Развитие головного мозга, как показывают весовые данные, идет в направлении абсолютного и относительного увеличения высших его отделов, каковыми являются большие полушария и средний мозг, играющий большую роль в жизни низших позвоночных. Это и понятно, если вспомнить, что метаморфоз приводит животное в совершенно новую и более разнообразную окружающую среду, и что связи с этой средой должны будут осуществляться через

посредство этих высших отделов головного мозга. Их преимущественное развитие в процессе метаморфоза могло быть закреплено уже филогенетически с помощью естественного отбора.

6. Рост отделов головного мозга, связанных с функциями вегетативного характера, как продолговатый и промежуточный мозг, прекращается еще до начала метаморфоза.

7. Мозжечок достигает наибольшего веса в период, когда происходит увеличение количества функционирующих мышечных органов и их качественные изменения.

Лаборатория механики развития.
Институт эволюционной морфологии им. ак. Северцова.
Академия Наук СССР.

Поступило
17. I. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

1 Алешин Б. В., Исследования по метаморфозу амфибий, III, Опыт теории метаморфоза, Биол. журн., 4, 1935.
2 Балинский Б. И., Рост и формообразование, «Рост животных», Москва—Ленинград, Биомедгиз, 1935.
3 Бляхер Л. Я., Материалы по механике метаморфоза амфибий, Труды Лабор. эксп. биол. Моск. зоопарка, т. IV, 1928.
4 Войткевич А. А., Исследование щитовидной железы в процессе естественного метаморфоза амфибий, Труды Ин-та эксп. морфогенеза, т. V, 1936.
5 Шмальгаузен И. И., Определение основных понятий и методика исследования роста, «Рост животных», Москва—Ленинград, Биомедгиз, 1935.
6 Шмальгаузен И. И., Рост и дифференцировка, «Рост животных», Москва—Ленинград, Биомедгиз, 1935.
7 Adler L., Metamorphosestudien an Batrachierlarven, I. Extirpation endokriner Drüsen, A. Extirpation der Hypophyse, Arch. Entw.-Mech., Bd. 39, 1914.
8 Aleschin B., Die Schilddrüse in der Metamorphose von *Rana temporaria*, Acta Zoologica Arg. 17, H. 1—3, 1936.
9 Allen B. M., The results of the extrirpation of the anterior lobe of the hypophysis and of the thyroid of *Rana pipiens* larvae, Science N. S. V., 44, № 1143, 1916.
10 Allen B. M., Extirpation of hypophysis and thyroid glands in *Rana pipiens*, Anat. Rec., v. 2, 1917.
11 Allen B. M., Effect of extirpation of the anterior lobe of hypophysis of *Rana pipiens*, Biol. Bull., v. 32, 1917.
12 Allen B. M., Effect of thyroid removal in the larvae of *Rana pipiens*, Biol. Bull., v. 32, 1917.
13 Allen B. M., The results of thyroid removal in the larvae of *Rana pipiens*, Journ. Exper. Zool., v. 24, № 3, 1918.
14 Allen B. M., Brain development in anuran larvae after thyroid or pituitary glands removal, Endocrin, v. 7, 1924.
15 Allen B. M., The effect of extirpation the thyroid and pituitary glands upon the limb development of anurans, Journ. Exper. Zool., v. 42, № 1, 1925.
16 Babak E., Über die Beziehungen des zentralen Nervensystems zu den Gestaltungsvorgängen der Metamorphose des Frosches, Pflügers Arch., Bd. 109, 1905.
17 Babak E., Einige Gedanken über die Beziehung der Metamorphose bei den Amphibien zur inneren Sekretion, Ztbl. f. Physiologie, Bd. XXVII, № 10, 1913.
18 Cooksey W. B., Changes produced in the larvae brain of *Rana pipiens* by thyroid feeding, Endocrin., v. 6, 1922.
19 Etkin W., Growth of the thyroid gland of *Rana pipiens* in relation to metamorphosis, Biol. Bull., v. 59, 1930.
20 Gudernatsch, Fütterungsversuche an Amphibienlarven, Ztbl. f. Physiologie, Bd. 26, 1912.
21 Gudernatsch, Feeding experiments on tadpols, I, Influence of specific organs given as food on growth and differentiation. A contribution to the knowledge of organs with internal secretion, Arch. Entw.-mech., Bd. 35, 1912.
22 Gudernatsch, Feeding experiments on tadpoles. II. A further contribution to the knowledge of organs of internal secretion, Amer. Journ. Anat., v. 15, 1914.
23 Hoskins E. R., Observation on thyroidless *Rana sylvatica* larvae kept through the second season of normal metamorphosis, Anat. Rec., v. 16, 1919.
24 Hoskins E. R. and Hoskins M. M., Further experiments with thyroidectomy in amphibia, Proc. Soc. Exp. Biol., v. 15, 1918.
25 Hoskins E. R. and Hoskins M. M., Growth and development of amphibia as affected by thyroidectomy, Journ. Exp. Zool. v. 29, 1919.

[26] Kaufman L., On the metamorphosis of *Amblystoma mexicanum* Cope fed on thyroidine, Bull. Acad. Sc. Cracovie, 1917.
[27] Křiženecký J., Über den Einfluss der Hyperhypophysismus auf das Wachstum, die Entwicklung und Pigmentation der Amphibienlarven, Arch. mikr. Anat. u. Entw.-mech., Bd. 101, 1924.
[28] Křiženecký J. u. Podhradský J., Weitere Untersuchungen über die Wirkung des. Hyperhypophysismus auf die Wachstums- und Entwicklungsvorgänge (Versuche an Kaulquappen), Roux' Arch., Bd. 107, 1926.
[29] Laufberger V., O vzbuzeni metamorfosy axolotlu krmenim zlatou stitnou. Biologické Lysty, R. II, 1913.
[30] Loeb J., Hat das Zentralnervensystem einen Einfluss auf die Vorgänge der Amphibienmetamorphose? Arch. Entw.-mech., Bd. 4, 1897.
[31] Pflüger E., Das Überwintern der Kaulquappen den Knoblauchkröte, Pflüger's Arch., Bd. 31, 1883.
[32] Smith P. E., The effect of hypophysectomy in the early embryo upon growth and later development in the frog, Anat. Rec., v. II, 1916.
[33] Smith P. E., The pigmentary growth and endocrine disturbances induced in the anuran tadpole by the early ablation of the pars buccalis of the hypophysis, Amer. Anat. Memoirs, v. 11, 1920.
[34] Schulze W., Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie, III, über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung, Arch. mikr. Anat. u. Entw.-mech., Bd. 101, 1924.
[35] Wintrebert M. P., Sur la métamorphose de Salamandra maculosa Laur. dans les régions privées du systeme nerveux médullaire, Comptes rendus de la Société de Biologie, I, 57, II, 1905.
[36] Wintrebert M. P., Sur l'indépendance de la métamorphose vis-à-vis du système nerveux chez les batraciens, Comptes rendus Acad. Sc., v. 141, 1905.

TATYANA IVANOVA. THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM AND FORMATIVE PROCESSES

1. The development of the brain during anuran metamorphosis

SUMMARY

During the past twenty-five years the mechanism of amphibian metamorphosis has been studied in the light of endocrine factors of development. As a result of this study it has been established that the metamorphosis of amphibian larvae is brought about by a hormone of the thyroid gland and has such metamorphosis is preceded by a hyper-functional state of this gland induced by a thyreotropic hormone of the hypophysis (pituitary gland). Regulation of metamorphosis by the endocrine system is now considered an indubitable and fully elucidated fact.

However, it still remains a question whether endocrine factors constitute the sole cause of the metamorphosis of amphibian larvae or whether another potent regulator of physiological processes, the nervous system, may not have a specific influence on the initiation and progress of metamorphosis.

The question as to the significance of the central nervous system in amphibian metamorphosis was first put in 1897 by Loeb and studied subsequently by Wintrebert and Babak. Loeb and Wintrebert, on the basis of their experiments (incision of the brain in *Amblystoma*, extirpation of part of the spinal cord at the base of the tail in salamanders and tadpoles) came to the conclusion that the central nervous system had no effect on amphibian metamorphosis. Babak, however, having found that metamorphosis was retarded in larvae deprived of part of the brain, concluded that the central nervous system was in some way connected with the process of metamorphosis.

The literature on this question is limited to the works of the afore-mentioned authors. It seemed of interest, therefore, to investigate anew the problem as to the rôle of the nervous system in the process of transformation, in the light of present-day knowledge of the mechanism of amphibian metamorphosis and of physiology and endocrinology. Prior to commencing our experimental work aiming at the elucidation of this problem, we considered it necessary to acquaint ourselves with the peculiarities of development of the brain of amphibian larvae at the time of metamorphosis. Since we were unable to find the desired information in the literature on the subject, the present investigation was undertaken with the aim of

studying the growth of the brain and its various parts during the definite period of the development of amphibian larvae, including their metamorphosis.

Pelobates fuscus tadpoles were utilized for our experiments. Larvae of this species were taken from a tank containing only the current season's generation and, on the basis of external characters indicating their stage of development (analagous to the method proposed by Křiženecky and Blacher), were divided into nine groups corresponding to the developmental stages of the larvae. The external characters which distinguished these stages were as follows:

Stage I: Hind limb rudiments not differentiated.
Stage II: Differentiation of toes; joints not developed.
Stage III: Articulation of limbs into femur and shank clearly distinguishable but the angle between the latter obtuse; limbs closely pressed to the tail.
Stage IV: Active movement of hind limbs; angle between femur and shank right or acute.
Stage V: Hind limbs take an active part in swimming.
Stage VI: Active movement of fore limbs beneath the skin; shanks of hind limbs can be closely pressed to the body.
Stage VII: Both fore limbs break through the skin; the tail is in process of resorption; the corneous jaws atrophy; the intestine is cleansed of its contents.
Stage VIII: Tail reduced to two-thirds its maximum length (more than half the weight of the organ has been resorbed).
Stage IX: Completion of resorption of the tail.

Each group contained from 15 to 25 individuals. The larvae in all the groups were killed and subjected to investigation. Measurements were taken of the length of the entire tadpole, the tail, and the intestine, and the weight was determined of the entire tadpole, the tail, and the hind limbs. Then the means for each index for each group were calculated. The head and part of the body of each investigated larva was fixed in 70% alcohol. After further condensation in 96% alcohol the brain and spinal cord of each tadpole were extracted and divided into segments (fig. 1): telencephalon, diencephalon, mesencephalon, cerebellum; also regio subcerebellaris and medulla oblongata Each segment was weighed in toto for each group, and the mean weight of each segment for each stage of development was calculated. The present paper is based on the data of two parallel experiments.

Analysis of the data characterizing the stage of development of the tadpoles of the various groups (tables 1 and 2; figs. 2 and 3) and comparison of these data with those in the literature on anuran metamorphosis show that the nine stages investigated embrace the entire period of larval development of interest to us. The first five stages embrace the period preceding metamorphosis, the sixth represents the transitional moment, while the last three constitute the period of actual metamorphosis. The pro-metamorphosis period is characterized by intensive growth of the larvae. With respect to all investigated characters there are observed during this period phenomena of proliferation. The period of actual metamorphosis is characterized by a decrease in the total weight of the tadpoles, the resorption of a number of organs (tail, intestine, gills), and a retardation of the growth processes.

Taking the entire period of larval development as a whole, there is observed a growth of the brain. In the period just preceding metamorphosis there occurs a slight depression in its growth, followed by continued growth. The intensity of the growth of the brain is somewhat lower during the period of actual metamorphosis than during the prometamorphosis period.

The relative weight of the brain (as compared with the weight of the whole tadpole) gradually decreases during the pro-metamorphosis period until just prior to the depression in the growth of the brain, when there is observed an increase (table 3, figs. 4 and 5). Hence, the relative weight of the brain is represented not by a smooth, descending curve, as might be expected from published data (Schmal-

hausen, Balinsky), but by a broken line, which ascends during the period preceding metamorphosis, i. e., at this time the growth-rate of the brain is not less and even sometimes greater than that of other organs. Consequently, during the pro-metamorphosis period there exist specific conditions determining the comparatively intensive growth of the brain (Schmalhausen). During metamorphosis the relative weight of the brain increases rapidly, but this is largely due to the decrease in the total weight of the tadpole.

Data on the weight of the different segments of the brain (tables 4 and 6; figs. 6 and 8) show that at the beginning there takes place growth of all segments, a mar ed retardation of which sets in during the period just prior to metamorphosis. This depression in the growth of the brain affects all its parts, and is probably connected with the increased secretion of the thyroid hormone known to occur at this period of development. The diminished growth of the brain at this time may also be connected with processes of differentiation; this, however, must be determined by further histological investigations.

During metamorphosis the intensity of growth of the various parts of the brain differs. During this period there is observed growth of the great cerebral hemispheres and the mid-brain, while the between-brain and the medulla oblongata do not exhibit perceptible growth. The cerebellum grows intensively during the first stages of metamorphosis and attains its greatest size in tadpoles of stage VII, after which it ceases to grow and decreases in weight. The maximum weight of the cerebellum coincides with that stage of development of the larva, when the hind limbs function perfectly, the fore limbs have emerged, and the tail, though in process of resorption, still functions.

The different growth-rates of different parts of the brain results in a change in their relative weights (see table 5 and fig. 7). As the larvae develop, there is observed an increase in the relative weight (as compared with the weight of the entire brain) of the cerebral hemispheres, which by the end of metamorphosis constitute the largest segment of the brain. The relative weight of the mid-brain likewi e increases, at the close of metamorphosis occupying second place with respect to weight. The relative weight of medulla oblongata decreases. The relative weight of the cerebellum increases during the pro-metamorphosis period, but decreases during metamorphosis.

In order o gauge the intensity of growth of the different parts of the brain, the weight of each part in each of the nine stages was compared to the weight of this same part in the first (initial) stage (tables 7 and 8; figs. 9 and 10). It was found that the fore-brain and mid-brain grow most intensively. During the investigated period of larval development the weight of these segments of the brain is quadrupled, while the weight of the between-brain and the medulla oblongata during the same period is only doubled. The intensity of growth of the cerebellum almost equals that of the upper segments of the brain. It is of interest to note that at the beginning of metamorphosis there occurs an intensive growth of the cerebellum but later a cessation of growth and a decrease in weight.

The chief conclusions drawn from our investigation may be formulated as follows:

1. Intensive growth of the brain takes place during the stages of development of anuran larvae, characterized by phenomena of general intensive proliferation.

2. Just prior to the onset of metamorphosis the growth of the brain ceases almost completely, which coincides with a hyper-functional state of the thyroid gland of the tadpoles. It is possible that this cessation in the growth of the brain is induced by processes of its intensified differentiation.

3. During the period of metamorphosis, which is characterized by processes of differentiation and resorption of organs, the growth of the brain is renewed, but the intensity of its growth is lower than during the first part of the pro-metamorphos is period.

4. During the pro-metamorphosis period there occurs an increase in the growth-rate of the brain.

5. The different segments of the brain during the period under investigation do not develop uniformly. The development of the brain, as weight data indicate, is characterized by greater increase in its upper segments, the great cerebral hemispheres and the mid-brain.

6. The growth of those segments of the brain connected with functions of a vegetative character, such as the medulla oblongata and the between-brain, ceases even before the onset of metamorphosis.

7. The cerebellum attains its greatest weight at the time when there is taking place a quantitative increase of and qualitative changes in the functioning muscular organs.

Laboratory of the Mechanics of Development.
Academy of Sciences of the USSR.
Moscow.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Д. Е. РЫВКИНА и А. Р. СТРИГАНОВА

МЕСТНЫЕ И ОБЩИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОТЕОЛИЗА В ПРОЦЕССЕ РЕГЕНЕРАЦИИ ОРГАНА

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

Исходя из положения, что в основе образования нового органа при регенерации лежат процессы химического синтеза, можно допустить, что обмен регенерирующего органа изменяется в сторону повышения синтетических процессов. Это в свою очередь, повидимому, стоит в зависимости от ряда факторов и, как считают Вастениз и Борсук (Wasteneys a. Borsook, 1930), главным образом, обусловливается исходной концентрацией веществ, являющихся продуктами распада.

Таким образом, протеолитические процессы, как обеспечивающие наличие и концентрацию идущих на синтез веществ, и синтетические процессы, как неотъемлемое свойство растущих тканей, являются теми главными процессами, которые лежат в основе построения нового органа. Изучение этих процессов в течение развития регенерирующего органа может значительно приблизить нас к пониманию детерминации регенерационного процесса.

При анализе сущности детерминации регенерата в настоящее время придается большое значение гистолизирующему свойству регенерата. Детерминированность бластемы ставится в связь с количеством накопленного регенерационного материала, освобождающегося из подлежащих тканей под влиянием гистолизирующего действия регенерата (Орехович и Бромлей, 1934; Полежаев, 1937).

Для объяснения вопроса о том, чем же обусловливается гистолизирующее действие регенерационной бластемы, на основании ряда косвенных данных было выдвинуто предположение, что распад в граничащих с бластемой тканях обусловлен повышенной ферментативной деятельностью клеток бластемы (Орехович, 1934, 1938). Проведенные Ореховичем совместно с другими авторами исследования по определению активности протеолитических ферментов в регенерирующем органе показали, что протеолитическая активность тканей регенерирующего органа по сравнению с тканями нормального органа значительно повышается на стадиях от момента покрытия раневой поверхности эпителием до полной дифференцировки тканевых элементов, входящих в состав молодого органа (Орехович, 1938). В дальнейшем, когда орган уже сформирован, но продолжается еще интенсивный рост его (по скорости во много раз превышающий нерегенерирующий орган), согласно полученным нами данным, протеолитическая активность тканей органа, наоборот, оказывается резко пониженной, даже по сравнению с нормой (Стриганова, 1939).

Было высказано предположение, что обнаруженное нами торможение протеолиза, повидимому, обусловливается интенсивно протекающими в молодом органе процессами синтеза. Однако, если исходить из предпосылки, что процессы роста сопровождаются угнетением протеолиза, тогда следовало бы ожидать тех же результатов и на ранней стадии регенерации, когда происходит интенсивный рост индифферентных клеток. Согласно же выводам Ореховича, в этот период наблюдается повышение протеолиза.

Для выяснения этого противоречия мы поставили перед собою задачу изучить протеолитическую активность тканей регенерата в процессе его последовательного развития. При этом, исходя из положения о различном протеолитическом действии энзима на различные субстраты (Bergmann, 1937) и принимая во внимание, что все предыдущие данные о протеолизе при регенерации были получены в опытах с перевариванием желатины, мы считали необходимым сопоставить активность одной и той же ткани по отношению к двум различным субстратам.

Был поставлен вопрос: обнаружатся ли наблюдаемые в отношении к желатине изменения протеолитической активности ткани регенерата, если в качестве субстрата использовать комплекс белков собственной мышцы животного, приблизив этим опыт к более естественным условиям. Если исходить из положения, что бластема обладает гистолизирующей способностью по отношению к тканям остатка органа, то можно ожидать, что вытяжка из бластемы окажет сильное протеолитическое действие на мышцу.

Далее, изучение протеолитической активности тканей регенерата мы считали необходимым проводить вместе с одновременным исследованием у животного тканей органов, отдаленных от места регенерации.

В современном учении о регенерации существует твердо установившееся мнение, в значительной степени обоснованное на экспериментах и концепциях Вейса (P. Weiss)*, что регенерация является местным процессом, течение которого зависит только от того участка, на котором образуется регенерат.

Однако полученные нами в предыдущих работах данные (Рывкина и Стриганова, 1939) показывают, что у животного при регенерации обнаруживаются отчетливые изменения окислительных и гликолитических процессов, а также и протеолитических процессов в тканях отдаленных органов. Еще не выяснена роль этих изменений обмена в морфогенетическом процессе, но на основании наших данных можно допустить, что между обменом в регенерирующем органе и обменом всего организма существует коррелятивная связь.

Материал и метод

Подопытным материалом служили аксолотли в возрасте 8—12 мес. У аксолотлей ампутировались обе задние конечности на уровне середины бедра. В процессе регенерации конечностей у аксолотлей подвергались исследованию ткани регенерата, остатка ампутированного органа, передних неповрежденных конечностей и печени.

Протеолитическая активность упомянутых тканей исследовалась методом автолиза и путем приготовления из них кислых глицериновых вытяжек (87% глицерина), действие которых испытывалось на 8% желатину и свежую мышцу нормального аксолотля. В отдельных опытах с вытяжкой из регенерата в качестве субстрата были использованы также и ткани остатка органа. Однако эти опыты не дали отчетливых результатов, повидимому, в связи с тем, что сам субстрат интенсивно автолизирует и этим угнетает действие на него вытяжки. Использованная в качестве субстрата мышечная ткань несколько раз промывалась в физиологическом растворе, тщательно размельчалась ножницами и растиранием в ступке и в виде гомогенной кашицы употреблялась для опыта: 400 мг мышечного субстрата+3 см^3 цитратного буфера pH=4.4 + 0.5 см^3 исследуемой вытяжки + 1.5 см^3 воды + тимол. В опытах с желатиной употреблялось: 2 см^3 8% желатины + 2 см^3 цитратного буфера pH = 4.4 + 0.5 см^3 вытяжки + + тимол. Для автолиза бралась размельченная ткань в количестве 400 мг + + 3 см^3 того же буфера + 2 см^3 воды + тимол. Переваривание велось при t° 35° в течение 24 часов. Предварительно проведенные нами опыты с автолизом употребляемой в качестве субстрата свежей мышцы нормального аксолотля дали

* Цитируется по Воронцовой и Лиознеру «О современных проблемах детерминации регенерата амфибий». Труды Ин-та эксп. морфог., VI, 1938.

незначительные цифры прироста амино N, за 24 часа (в среднем 0.83 мг на 1 г свежей ткани), что указывает на ее низкую протеолитическую активность и с этой точки зрения делает ее удобной для употребления в качестве субстрата. От употребления же кипяченой мышцы мы отказались, во-первых, в связи с тем, что использование свежей мышцы, как нам казалось, более приближает нас к условиям течения протеолиза in vivo, и, во-вторых, в проверочных опытах с кипяченой мышцей было обнаружено, что она поддается перевариванию труднее, по сравнению со свежей.

Степень переваривания субстратов под воздействием вытяжек определялась методом титрования карбоксильных групп по Вильштеттеру-Вальдшмидт-Лейтцу и методом определения амино N_2 по ван-Слайку с расчетом протеолитического коэффициента (PQ), по формуле Кребса (Krebs, 1931):

Протеолитический коэффициент:

$$PQ = \frac{x \text{ амино } N_2}{t.v. \dfrac{a}{(a+b)\cdot 5}},$$

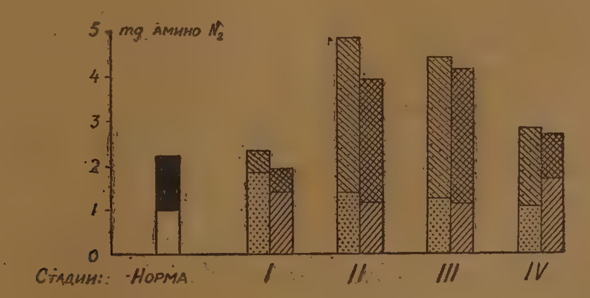
где x — амино N — прирост аминоазота в 1 см^3 перевариваемой смеси по сравнению с контролем, т. е. автолизом субстрата, проводимым одновременно с опытом; 5 — отношение веса свежей ткани к весу сухого остатка. В наших опытах этот фактор выражался другой величиной, так как сухой вес ткани аксолотлей не превышал 13%. В каждом опыте производилось определение сухого остатка исследуемой ткани.

Остальные факторы в формуле соответствуют обозначениям Кребса.

Интенсивность автолиза определялась по приросту амино N_2 по ван-Слайку на 1 г свежей ткани.

Обсуждение результатов

Предварительные опыты по исследованию нормальных тканей показали, что содержание аминоазота по ван-Слайку в тканях нормальной конечности аксолотля в среднем равняется 1.15 мг, автолиз той же ткани за 24 часа дает прирост в среднем 2.27 мг.



Фиг. 1. Автолиз тканей регенерирующего органа (1-й столбик — регенерат, 2-й столбик — остаток органа): *I* — стадия образования бластемы; *II* — регенерационная точка; *III* — зачаток органа; *IV* — внешняя дифференцировка органа. Нижняя часть столбика — первоначальное содержание амино N_2, верхняя — прирост за 24 часа

Активность вытяжки из тканей нормальной конечности в отношении к мышечному субстрату по протеолитическому коэффициенту (PQ) выражается в среднем величиной 1.04 по приросту карбоксильных групп 0.11 (см^3 0.05 N раствора КОН, пошедшего на титрование 1 см^3 перевариваемой смеси); в отношении к желатине $PQ = 1.14$; по приросту карбоксильных групп = 0.22 [такую же величину мы получали и в нашей работе (1939)]. Активность вытяжки

из печени нормального аксолотля в отношении к мышечному субстрату по приросту карбоксильных групп в среднем выражается величиной 0.53, в отношении к желатине — 0.92.

Опыты по исследованию протеолитической активности тканей у аксолотлей с регенерацией конечности дали нам следующие результаты.

Таблица 1

Стадия образования бластемы

Дата опыта	Возраст регенерата (в днях)	Исследуемая ткань	Автолиз по амино N_2 на 1 г свежей ткани, в мг			Активность вытяжки из исследуемой ткани по приросту						Примечание
						Амино N_2, выраж. в PQ на субстраты			Карбоксил. групп, выраж. в см³ 0.05 N КОН на субстраты			
			Первонач. содержание	Через 24 часа	Прирост, в мг	желатину	мышцу	ткани остатка	желатину	мышцу	ткани остатка	
7 XII	6	Бластема	2.0	2.79	0.79	—	0	0.2	—	—	—	
7 II	7		1.50	1.80	0.3	—	—	—	—	—	—	
27 III	2	Остаток органа	1.64	3.06	1.32	0	0.3	—	0.08	0.01	—	
7 XII	6		1.32	1.95	0.63	0.5	0.4	—	0.17	0.04	—	
7 II	7		1.48	1.93	0.45	—	0	—	0.23	0	—	
7 XII	6	Отдаленная конечность	—	—	—	—	—	—	0.23	0.07	—	
7 II	7		1.38	2.86	1.48	—	—	—	0.25	0.04	—	
7 XII	6	Печень	—	—	—	—	—	—	0.97	0.48	—	
7 II	7		—	—	—	—	—	—	1.15	0.44	—	

На ранней стадии образования бластемы, как видно из приведенной табл. 1, ткани регенерата характеризуются весьма низкими показателями протеолиза. Автолиз бластемы и остатка органа за 24 часа дает незначительный прирост. В опытах с воздействием вытяжек как из бластемы, так и из остатка получены величины, колеблющиеся в пределах допустимой ошибки и равные фактически нулю.

Ткани отдаленных органов (неповрежденная конечность и печень) у тех же аксолотлей дали, в общем, показатели протеолитической активности, установленные для нормы. Таким образом, на основании этих данных можно отметить, что ранняя стадия регенерации характеризуется наступлением лишь местных изменений обмена в тканях регенерирующего органа и не вызывает изменений в обмене всего организма. Особенностью изменений в обмене регенерирующего органа на ранней стадии является его низкая, а в отношении к мышечному субстрату не поддающаяся измерению протеолитическая активность.

На более поздней стадии развития (табл. 2), когда регенерат представлен уже в виде регенерационной почки (в возрасте 18 дней), протеолитическая активность вытяжки из регенерата (почки) попрежнему не обнаруживается по отношению к мышечному субстрату и лишь в слабой степени проявляется на ткани остатка органа. Однако автолиз регенерата (фиг. 1) дает уже значительный прирост не только по сравнению с предыдущими опытами, но и с нормой. Вместе с этим активность вытяжки из регенерата на желатину значительно возрастает по сравнению с нормой, на что указывает опыт от 26 января, а также и наши данные, полученные в предыдущей работе (Стриганова, 1939).

Таблица 2

Стадия образования регенерационной почки

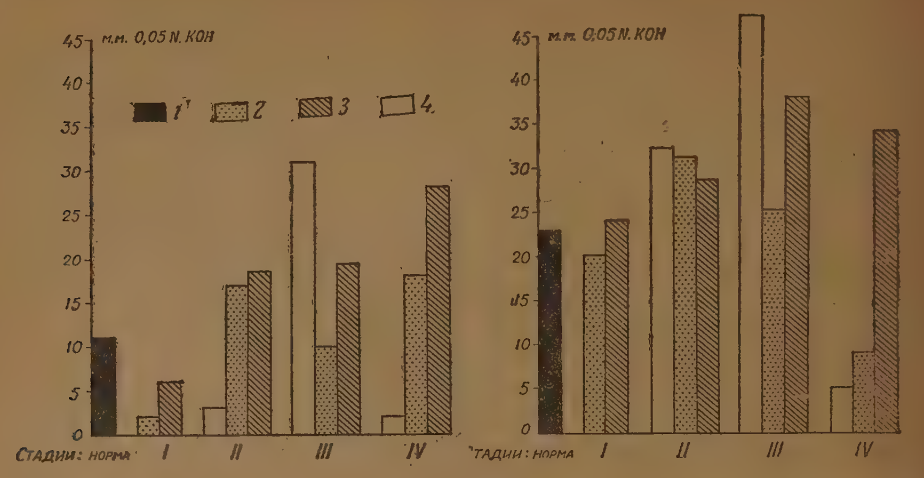
Дата опыта	Возраст регенерата (в днях)	Исследуемая ткань	Автолиз по амино N_2 на 1 г свежей ткани, в мг			Активность вытяжки из исследуемой ткани по приросту						Примечание
						Амино N_2, выраж. в *PQ* на субстраты			Карбоксил. групп, выраж. в см³ 0.05 *N* KOH на субстраты			
			Первонач. содержание	Через 24 часа	Прирост, в мг	желатину	мышцу	ткани остатка	желатину	мышцу	ткани остатка	
19 XII	18	Регенерат	1.41	4.85	3.44	—	0.2	0.2	—	0.07	0.10	
26 I	18	Регенерат	—	—	—	—	—	—	0.32	0	0.08	
27 XII	25	Регенерат	1.32	—	—	—	—	—	—	0	0.04	
19 III	18	Остаток органа	1.08	3.83	2.75	1.03	0.4	—	0.25	0.16	—	
26 I	18	Остаток органа	—	—	—	—	—	—	0.37	0.18	—	
27 XII	25	Остаток органа	1.33	4.02	2.70	—	0.82	—	0.22	0.11	—	
19 XII	18	Неповрежд. конечность	—	—	—	—	—	—	0.23	0.17	0	
20 XII	19	Неповрежд. конечность	—	—	—	—	—	—	0.21	0.24	—	
26 I	18	Неповрежд. конечность	—	—	—	—	—	—	0.39	0.14	—	
27 XII	25	Неповрежд. конечность	—	—	—	—	—	—	0.39	0.23	0.16	
19 XII	18	Печень	—	—	—	—	—	—	0.89	0.61	0.20	
20 XII	19	Печень	—	—	—	—	—	—	0.89	0.91	—	
26 I	18	Печень	—	—	—	—	—	—	1.40	0.97	—	
27 XII	25	Печень	—	—	—	—	—	—	1.28	1.02	—	

Протеолитическая активность тканей остатка органа на этой стадии выражается в отчетливом повышении интенсивности автолиза и ясном нарастании переваривающего действия вытяжки из остатка как в отношении к мышце, так и к желатине.

Далее, одновременно с изменениями протеолитической активности регенерата, на этой стадии обнаруживаются изменения со стороны тканей отдаленных органов. Активность вытяжек из неповрежденной конечности и печени ясно возрастает как по отношению к желатине, так и в отношении к мышце (в последнем случае увеличение по сравнению с нормой почти в два раза).

Следовательно, полученные нами данные указывают на то, что регенерат в стадии регенерационной почки высотой около 3 мм в возрасте 18 дней, в отличие от более ранней стадии развития, обладает свойством интенсивно автолизировать и расщеплять желатину, но не проявляет еще протеолитического действия на мышечный субстрат. Противоречивые на первый взгляд данные, полученные нами с одной и той же вытяжкой из регенерата на желатину и на мышцу, находят свое объяснение в экспериментах Бергмана (1937), который, на основании полученных им данных, делает вывод, что энзим, не активный по отношению к одному субстрату, может быть активен в отношении другого субстрата.

Далее следует отметить, что в тканях остатка органа, в отличие от регенерата, отчетливо обнаруживается протеолитическая активность по отношению к мышечному субстрату. Активность вытяжки из тканей остатка органа оказалась относительно наиболее активной на данной стадии регенерации (фиг. 1, 2, 3). И, наконец, согласно нашим данным, стадия регенерационной почки харак-



Фиг. 2. Протеолитическая активность вытяжки из регенерата, остатка органа и неповрежденной конечности на мышечный субстрат. Обозначения: нормальная конечность аксолотля; регенерат; остаток ампутированного органа, неповрежденная конечность аксолотля с регенерацией другой конечности.
I — стадия образования бластемы, 6—7 дней; *II* — стадия регенерационной почки, равная 18—19 дням; *III* — стадия зачатка органа, 28—33 дня; *IV* — стадия внешней дифференцировки органа, 48—54 дня

Фиг. 3. Протеолитическая активность вытяжки из регенерата, остатка органа и неповрежденной конечности на желатину. Обозначения те же, что и на фиг. 2

теризуется появлением изменений протеолитической активности в отдаленных органах, которые ясно выступают и на последующих стадиях регенерации.

Стадия образования зачатка органа характеризуется уже появлением в регенерате протеолитической активности в отношении к мышечному субстрату. Как видно из табл. 3, опыт от 19 марта, где был использован регенерат в самом начале образования зачатка органа (стадия конуса), показывает отчетливое воздействие не только на желатину, но и на мышцу. Опыт от 13 ноября, поставленный с более зрелым лопатовидным зачатком, дает уже показатели значительного повышения протеолитической активности регенерата на мышечный субстрат (в три раза по сравнению с нормой). Опыт от 15 ноября, поставленный с регенератом той же стадии у аксолотлей из другой серии, полностью подтвердил полученные в предыдущем опыте данные. В опыте от 9 февраля с регенератом в возрасте 33 дней в основном повторяются закономерности вышеописанных опытов, но уровень показателей уже снижается.

В опыте от 25 февраля с регенератом в возрасте 36 дней, когда в нем уже намечаются зачатки пальцев, протеолитическая активность на мышцу снова не обнаруживается, переваривающее действие на желатину также значительно уменьшается и в дальнейшем развитии исчезает почти совсем. Показатели протеолитической активности тканей остатка органа в это время колеблются в пределах установленной нормы.

В тканях отдаленных органов у тех же животных попрежнему наблюдается ясное повышение протеолитической активности, по характеру аналогичное предыдущей стадии. Таким образом, полученные данные показывают, что регенерат в стадии образования зачатка органа характеризуется уже свойством не только интенсивно автолизировать и расщеплять желатину, но и активно переваривать мышечный субстрат (фиг. 2 и 3). Его высокая протеолитическая активность по отношению к мышце является характерной особенностью для данной стадии развития. Это позволяет заключить, что протеолитическая активность регене-

Таблица 3

Стадия зачатка органа

Дата опыта	Возраст регенерата (в днях)	Исследуемая ткань	Автолиз по амино N_2 на 1 г свежей ткани, в мг: Первонач. содержание	Автолиз: Через 24 часа	Автолиз: Прирост, в мг	Амино N_2, выраж. в *PQ* на субстраты: желатину	Амино N_2: мышцу	Амино N_2: ткани остатка	Карбоксил. групп, выраж. в $см^3$ 0.05 *N* KOH на субстраты: желатину	Карбоксил.: мышцу	Карбоксил.: ткани остатка	Примечание
19 III	27	Регенерат	—	—	—	1.0	0.6	0	0.26	0.13	0	
13 XI	28		—	—	—	1.75	2.0	—	0.58	0.37	—	
15 XI	28		—	—	—	2.44	2.56	—	0.55	0.40	—	
19 XI	28		1.28	4.37	3.09	—	—	—	—	—	—	
9 II	33		—	—	—	1.0	—	0	0.30	0.16	0.08	
25 II	36		1.86	—	—	1.18	1.10	0.53	0.15	0.04	0.07	
19 III	27	Остаток органа	1.07	4.30	3.23	—	1.48	—	—	0.18	—	
13 XI	28		—	—	—	1.25	0.43	—	0.24	0.10	—	
15 XI	28		—	—	—	0.74	0.50	—	0.28	0.12	—	
19 XI	28		1.0	3.94	2.94	—	0.80	—	0.24	0.07	—	
9 II	33		1.41	3.64	2.23	0	0.92	—	—	0.10	—	
25 II	36		1.00	4.37	3.37	1.0	1.03	—	0.15	0.11	—	
19 III	27	Неповрежд. конечность	1.12	3.60	2.48	0.96	1.46	—	0.11	0.26	—	
13 XI	28		—	—	—	1.57	1.15	—	0.54	0.13	—	
15 XI	28		—	—	—	1.25	1.0	—	0.44	0.25	—	
19 XI	28		—	—	—	—	—	—	0.27	0.21	—	
9 II	33		1.46	3.52	2.06	1.62	1.0	—	0.20	0.18	0.10	
25 II	36		1.45	3.27	1.82	1.68	1.68	1.54	0.23	0.23	0.18	
19 III	27	Печень	—	—	—	—	—	—	1.09	0.66	—	
13 XI	28		—	—	—	2.60	2.1	—	1.25	0.78	—	
15 XI	28		—	—	—	—	—	—	1.43	0.57	—	
19 XI	28		—	—	—	—	—	—	1.06	0.65	—	
9 II	33		—	—	—	—	—	—	1.46	0.96	—	
25 II	36		—	—	—	—	—	—	1.35	0.83	—	

рата и наступающие в нем процессы внутренней дифференцировки, повидимому, взаимно обусловливают друг друга.

Далее следует отметить, что с появлением в регенерате способности активно переваривать мышцу в тканях остатка органа эта способность утрачивается и ограничивается лишь способностью интенсивно автолизировать.

Стадия внешней дифференцировки регенерирующего органа, как показывает табл. 4, опыты от 13 и 25 декабря, поставленные с регенератом в стадии ясно видимых зачатков пальцев, характеризуется тем, что протеолитическая активность в тканях регенерата не обнаруживается совсем ни на мышечный субстрат, ни на желатину. Почти полностью сформированный молодой орган, но еще интенсивно растущий (опыт от 10 марта), также оказывается протеолитически неактивен. Протеолитическая активность тканей отдаленных органов у животных на этой стадии, наоборот, еще более нарастает по отношению к мышечному субстрату, обнаруживая (как видно на фиг. 2, 3, 4, 5) максимальный подъем к этому времени (увеличение в 3 раза по сравнению с нормой).

Таблица 4

Стадия внешней дифференцировки органа

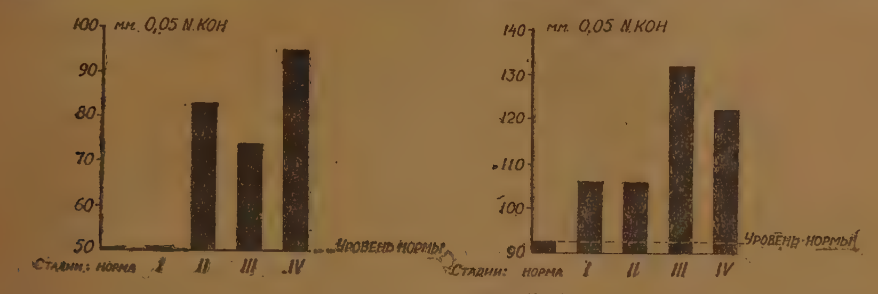
Дата опыта	Возраст регенерата (в днях)	Исследуемая ткань	Автолиз по амино N_2 на 1 г свежей ткани, в мг			Активность вытяжки из исследуемой ткани по приросту						Примечание
						Амино N_2, выраж. в *PQ* на субстраты			Карбоксил. групп, выраж. в см³ 0.05 *N* KOH на субстраты			
			Первонач. содержание	Через 24 часа	Прирост, в мг	желатину	мышцу	ткани остатка	желатину	мышцу	ткани остатка	
13 XII	48	Регенерат	1.1	2.8	1.7	—	—	0	0.06	0	0	
9 III	48		—	—	—	—	0	0	—	0.06	0	
25 XII	54		0.88	—	—	—	0	0.42	0.05	0	0.10	
15 III	60		—	—	—	—	—	—	0.03	0.01	0.09	
13 XII	48	Остаток органа	1.64	2.72	1.08	—	—	—	0.09	—	—	
9 III	48		1.68	2.70	1.02	0.97	0.9	—	0.15	0.21	0	
25 XII	54		—	—	—	—	—	—	0.04	0.15	—	
15 III	60		1.41	2.67	1.26	—	—	—	0.17	—	—	
13 XII	48	Неповрежд. конечность	—	—	—	—	1.43	—	0.31	0.32	0.15	
14 XII	46		—	—	—	—	—	—	0.30	0.30	—	
9 III	48		1.43	3.40	1.97	0.9	1.87	—	0.28	0.20	—	
25 XII	54		—	—	—	—	—	—	0.48	0.27	—	
15 III	60		—	—	—	—	—	—	0.29	0.10	—	
13 XII	48	Печень	—	—	—	—	3.08	—	1.13	1.02	—	
14 XII	46		—	—	—	—	—	—	1.27	0.87	—	
9 III	48		—	—	—	—	—	—	1.30	1.03	—	
25 XII	54		—	—	—	—	—	—	1.21	0.90	—	
15 III	60		—	—	—	—	—	—	1.35	0.83	—	

Следует отметить, что полученные нами данные о повышении протеолитической активности в тканях отдаленных органов находятся в полном противоречии с выводами Ореховича (1937), который, на основании своих данных, приходит к заключению, что повышение протеолитической активности при регенерации локализуется лишь в тканях регенерата и не наблюдается в отдаленных от места регенерации органах. Повидимому, это противоречие объясняется тем, что, во-первых, приведенные автором данные касаются лишь ранней стадии регенерации, тогда как наибольшие изменения в обмене отдаленных органов, согласно нашим данным, наступают позднее. Во-вторых, в своих выводах автор ссылается главным образом, на приведенные им данные, полученные в опытах с воздействием вытяжек из тканей остатка органа на желатину.

Однако, согласно нашим данным, как видно из приведенных фиг. 1, 2, 3, ткани остатка органа характеризуются способностью к более интенсивному, по сравнению с нормой, автолизу и повышенному переваривающему действию на мышечный субстрат, тогда как показатели протеолитического действия на желатину, за исключением стадии интенсивного роста молодого органа, колеблются в пределах установленной нормы. Эти особенности протеолитической активности тканей остатка органа дают основание заключить, что обмен в тканях остатка органа в процессе регенерации, повидимому, изменяется в сторону повышения автолитических процессов в нем.

Таким образом, на основании наших данных, можно заключить, что в процессе развития регенерирующего органа протеолитическая активность его изменяется в зависимости от стадии регенерации.

Первые дни после ампутации, т. е. период образования бластемы, характеризуются тем, что протеолитическая активность тканей регенерата по всем полученным нами показателям значительно ниже нормы и колеблется на уровне, фактически определяемом нулем. В период образования регенерационной почки протеолитические свойства регенерата характеризуются тем, что ткани его оказываются способными к интенсивному автолизу и активному расщеплению желатинового субстрата, но попрежнему не активны по отношению к мышечному субстрату, и только на стадии образования зачатка органа, когда происходит дифференцировка клеточных элементов тканей регенерата, протеолитическая



Фиг. 4. Активность вытяжки из печени у аксолотлей при регенерации конечности на мышечный субстрат. Обозначения те же, что и на фиг. 2

Фиг. 5. Активность вытяжки из печени у аксолотлей при регенерации конечности на желатину. Обозначения те же, что и на фиг. 2

активность регенерата на мышечный субстрат ясно обнаруживается и значительно возрастает по сравнению с нормой. Особенностью тканей регенерата в стадии зачатка органа является его высокая протеолитическая активность по всем полученным нами показателям. На стадии внешней дифференцировки органа протеолитическая активность его снова понижается и с наступлением периода интенсивного роста уже в основном сформировании органа не обнаруживается почти совсем.

Следовательно, наши данные позволяют притти к выводу, что повышение протеолитической активности тканей регенерата является характерной особенностью процессов дифференцировки. Процессы роста, наоборот, характеризуются низкими показателями протеолитической активности, что находится, повидимому, в связи с интенсивно идущими процессами синтеза.

Шаксель (1921, 1934), выясняя степень детерминированности бластемы на разли ных стадиях ее развития, путем пересадок молодых и более поздних бластем конечности аксолотлей на бок, показал, что бластемы на ранней стадии развития способны лишь к недифференцированному росту, в то время как регенерат на более поздних стадиях развития дает начало нормальной конечности. Эти данные позволили автору сделать вывод, что регенерат на ранней стадии развития представляет собой индифферентный материал, который в дальнейшем развитии детерминируется и получает способность к самостоятельному развитию. Таким образом, исходя из этого, на основании наших данных, можно заключить, что бластема на ранней стадии развития, способная лишь к недифференцированному росту, характеризуется свойствами протеолитически неактивной ткани, которые, возможно, обусловливаются интенсивно протекающими в ней синтетическими процессами В более поздний период развития, именно на стадии зачатка органа, когда регенерат, согласно данным Шакселя, способен к самостоятельному росту, он характеризуется, по нашим данным, высоким уровнем протеолитических показателей.

Далее, на основании полученных нами данных, можно заключить, что наблюдаемые при регенерации изменения протеолиза не локализируются только в тканях регенерирующего органа, а имеют распространение и в обмене всего организма.

Локализация изменений протеолитических процессов при регенерации имеет место лишь в самом начале развития органа (период образования бластемы). В дальнейшем, начиная со стадии регенерационной почки, у животного обнаруживается ясное повышение протеолитической активности тканей, отдаленных от места регенерации органов (нерегенерирующая конечность и печень).

Повышение протеолитической активности тканей отдаленных органов особенно отчетливо нарастает по отношению к мышечному субстрату.

Наиболее высокие показатели протеолитической активности в отдаленных органах обнаруживаются на стадии внешней дифференцировки органа, т. е. в период, когда в регенерирующем органе она резко снижается.

Согласно данным из области регуляции обмена, можно отметить, что течение обмена находится в известной зависимости от концентрации продуктов распада.

По данным Лейтеса (1936), продукты азотистого метаболизма оказывают регулирующее действие на течение протеолиза.

Следовательно, на основании наших данных, можно предположить, что первоначально возникающие местно изменения протеолитических процессов при регенерации создают новые соотношения продуктов метаболизма и тем самым изменяют уровень равновесия в обмене всего организма. Повидимому, этот новый уровень в обмене организма является одним из условий, обеспечивающих дальнейшее развитие регенерирующего органа.

На основании наших данных можно сделать следующие выводы:

1. Протеолитические процессы, протекающие при регенерации конечности у животного, последовательно изменяются в зависимости от стадии развития органа.

2. Первоначальная стадия образования и роста бластемы характеризуется угнетением протеолитической активности в ней. В стадии зачатка органа, наоборот, наблюдается значительное повышение показателей протеолиза по сравнению с нормой. На стадии интенсивного роста уже сформированного органа имеет место снова торможение протеолиза. Следовательно, процессы роста при регенерации органа сопровождаются торможением протеолиза в нем, процессы дифференцировки, наоборот, — его значительным повышением.

3. Локализация изменений протеолитических процессов при регенерации имеет место лишь в самом начале. В дальнейшем развитии органа ясно обнаруживается повышение интенсивности протеолиза в отдаленных от места регенерации органах. Это позволяет допустить, что возникающие первоначально местно изменения в обмене тканей остатка ампутированного органа затем обусловливают изменение уровня равновесия в обмене всего организма, что, повидимому, является одним из условий, обеспечивающих дальнейшее развитие органа.

Лаборатория механики развития.
Институт эволюционной морфологии.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
3. V. 1939.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Лейтес С. М., Ауторегуляторные процессы в жировом и азотистом обмене и некоторые пути их осуществления, Сборник докладов на VI всесоюзном съезде физиологов, биохимиков и фармакологов, 1937.

[2] Орехович В. Н., О локализации очагов повышенной активности катепсина в тканях регенерирующего органа амфибий, Бюлл. экспер. биол. и мед., 3, 62, 1937.

[3] Орехович В. Н., О некоторых особенностях белкового обмена в тканях регенерирующих органов амфибий и птиц, Труды Ин-та морфогенеза, т. VI, 1938.

[4] Полежаев, О детерминации регенерата, Сборник акад. Насонова, изд. АН СССР, 1937.

[5] Рывкина Д. Е. и Стриганова А. Р., Обмен при заживлении ран (печатается в Известиях АН, серия биолог., 1939).

6 Стриганова А. Р., Об изменении активности катепсина при нормальной и патологической регенерации у амфибий (печатается в Известиях АН, серия биолог., 1939).
7 Шаксель Ю. Ю., Детерминация регенерации конечности у аксолотля. I. Пересадка конечностей. Докл. АН, 4, 1934. II. Пересадка регенерационных стадий, Там же, 4, 1934.
8 Bergmann M., Fruton J. and Fraenkel H.-Conrat. On proteolytic enzymes, XV. Regarding the general nature of intracellular proteolytic enzymes, Journ. of Biol. Chemis., 119, № 1, 1937.
9 Krebs H. A., Über die Proteolyse der Tumoren, Biochem. Zeitschr., 238, 1931.
10 Orechowitsch W. N. u. Bromley N. W., Die histolysierenden Eigenschaften des Regenerationsblastems, Biolog. Zentralblatt, 154, 1934.
11 Schaxel J. J., Untersuchungen über die Formbildung der Tiere, Berlin, 1921.
12 Wasteneys H. and Borsook H., The enzymatic synthesis of protein, Physiolog. Rev., 10, 1, 1930.

D. RYVKINA and A. STRIGANOVA. LOCAL AND GENERAL CHANGES IN PROTEOLYSIS DURING THE PROCESS OF REGENERATION OF AN ORGAN

SUMMARY

1. The proteolytic processes taking place during regeneration of a limb of an animal successively change, depending on the stage of development of the organ.

2. The initial stage of the formation and growth of the blastema is characterized by a decrease in proteolytic activity. At the stage of the laying down (anlage) of the organ, on the other hand, there is observed a considerable increase in the index of proteolysis, as compared with the normal. At the stage of intensive growth of the already formed organ there again takes place a slowing down of proteolysis. Consequently, processes of growth during the regeneration of an organ are accompanied by a slowing down of proteolysis in this organ, while processes of differentiation are accompanied by a considerable acceleration of proteolysis.

3. Changes in proteolytic processes during regeneration are restricted in their localization only at the very beginning. During the further development of the organ there is clearly revealed an increase in the intensity of proteolysis in organs located at a distance from the place of regeneration. From this it may be assumed that changes originally arising locally in the metabolism of the tissues of the remnant of the amputated organ cause a change in the equilibrium level of the metabolism of the entire organism, which, apparently, is one of the conditions necessary for the further development of the organ.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Е. А. СВЕТОЗАРОВ и Г. Г. ШТРАЙХ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПЕРА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПТИЦ

(*Представлено академиком* **И. И. Шмальгаузеном**)

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы, касающиеся формирования, морфологии и механики развития пера, к настоящему времени разработаны далеко не в равной степени. Если процесс развития пера после классических исследований Davies (1889) и Strong (1902), работ Studer (1886), Klee (1878), Greite (1934) и сравнительно-анатомических исследований Львова (1887) и Матвеева (1932) можно считать изученным, то этого нельзя сказать в отношении морфологии и особенно механики развития пера. Это объясняется, как и в ряде других биологических проблем, направлением прежних исследований, отчасти характером самого изучаемого явления. Процессы развития пера протекают, в общем, однотипно и не зависят в той степени, как это имеет место для морфологических особенностей сформированного пера, от сложного комплекса биологических факторов. Это обстоятельство делает более простой задачу исследователя при изучении развития пера. Напротив, при изучении морфологии пера, его анатомо-гистологического строения и окраски, такие моменты, как расположение пера, пол, возраст, сезон, таксономическое положение формы и экологические условия, имеют большое значение. Хотя, несомненно, в строении пера имеется ряд общих черт, каждый из упомянутых факторов почти во всех случаях накладывает отпечаток на структуру и окраску оперения. В связи с этим в задачу исследований по морфологии пера, наряду с установлением общих черт строения, должно входить изучение зависимости его специфических особенностей от определяющих их факторов. Что такого рода исследования необходимы и могут дать большие результаты, показал Böcker (1927) в аналогичной по постановке работе о биологической анатомии типов полета и их филогении. Подобные данные для пера имеются в исследовании Schroeder (1870), который изучал перья птиц различных географических местностей. Однако они крайне ограничены. В большинстве же работ речь идет о типах строения пера как видового признака перьевого наряда различных птиц.

В настоящем исследовании мы ставили перед собой ряд задач и прежде всего изучение общего морфологического строения пера в связи с некоторыми физическими его свойствами. Подобным вопросом, а именно изучением связи морфологии пера с плотностью, упругостью и удельным весом, еще никто не занимался. Лишь частично аналогичная постановка вопроса имеется в работе Taut (1930). Второй основной задачей нашего исследования является выяснение значения биологических факторов при определении строения пера. В этой связи необходимо установить влияние на морфологическое строение пера такого фактора, как функциональное назначение пера (в связи с его топографическим положением), влияние возраста, пола, сезона (периодическая смена перьевого наряда), вида и, наконец, расы в пределах вида. Очевидно, что биологическое значение перьев, отдельных птерилий можно выяснить только путем подобного исследования. При этом важно установить те структурные особенности пера, которые являются наиболее константными, в частности, видовыми признаками.

Такой материал ценен и в отношении понимания экологии и филогении вида. Это вытекает, в частности, из данных Schroeder[34], исследовавшего оперение некоторых тропических видов птиц. Насколько важен при проведении подобных сравнительно морфологических исследований выбор определенных признаков, показывает работа Janda (1929), который, основываясь на размерах угла бородок по отношению к стержню и на расстоянии между ними, не смог установить какого-либо влияния биологических факторов на строение пера.

Поскольку наше исследование проводилось на перьях сельскохозяйственных птиц, явилась необходимость постановки третьего вопроса, связанного с хозяйственным значением пера. В этой связи могут быть отмечены два момента. Морфологические особенности пера прежде всего могут быть использованы при установлении экстерьерных признаков, имеющих значение для характеристики рас. Однако наше исследование в указанном направлении непосредственно не было ориентировано и более тесно связано с задачами перо-пуховой промышленности, в смысле изучения морфологических основ технологических свойств продукта. Дело в том, что оценка качества пера и пуха до настоящего времени основывается на чисто эмпирических данных, вытекающих из опыта практиков. В частности, до сих пор не выяснено, от каких именно структурных особенностей зависит различие в качестве гусиного и куриного пера. Поскольку в химическом составе перьев различных с.-х. птиц сколько-нибудь значительные различия отсутствуют (Aron, 1908), очевидно их особенности связаны только со структурой пера. Оценка пера, как товара, по Taut[42], должна исходить из учета следующих факторов: цвет, чистота, происхождение (вид птицы) и структурные особенности пера. Последние являются основой при решении данного вопроса и могут быть установлены только путем детального изучения морфологии пера. Структурные особенности определяют и такие свойства пера, как плотность, упругость и удельный вес, с которыми связано качество пера, как товара. Таким образом, определение Taut[42] кажется нам недостаточным, поскольку в нем подчеркиваются указанные физические свойства, в частности упругость, которая при оценке не отдельного пера, а перьевой массы является главным индикатором качества.

Рассмотрение относящихся к интересующей нас теме литературных данных мы произведем в порядке поставленных выше трех вопросов. Часть, касающаяся собственно морфологии пера, к настоящему моменту относительно более разработана. В классическом труде Nitsch (1840) дана общая схема строения пера и терминология для всех отдельных его элементов. Дальнейшие исследователи этого вопроса касаются деталей строения тех или иных частей пера. Так, Waldeyer (1884) подробно описал строение стержня, Mascha (1904) — строение опахала маховых перьев, Glasewald (1925) и Häcker (1918), Ladebeck (1922) и Strong[38—40] — структурные особенности различных перьев в связи с их окраской. Strong в частности, в ряде обстоятельных исследований окончательно решил в отрицательную сторону вопрос о возможности перекрашивания сформированного пера. Поскольку окраску пера мы в своем исследовании не затрагиваем, многочисленные работы на эту тему не будут обсуждаться (см. Biedermann). Вопроса о некоторых физических свойствах пера, в связи со структурой и размерами отдельных частей, касается в своем исследовании Taut[42]. Однако целый ряд важных моментов, как размеры различных групп перьев и особенности их строения, равно как и связь этих элементов с физическими свойствами, автором недостаточно освещен.

По вопросу о роли биологических факторов при развитии морфологических признаков пера в той именно постановке, как это сделано нами, имеется мало данных. В частности, изменению морфологии пера в зависимости от сезона посвящена единственная работа Lönnberg (1927), который на некоторых видах куриных доказывает отличие летнего наряда от зимнего по размерам и структуре пера. Значение топографического расположения пера и его функционального назначения детально не изучено, хотя оно, несомненно, очень велико. Цвейтов[5], например, показал резкие различия в степени закрепления

на коже перьев различного функционального назначения, что следует a priori ожидать и в отношении морфологии. Такие перья, как кроющие крыла и мелкое оперение туловища, безусловно резко различаются по соотношению отдельных элементов и плотности. Meijere [29] касается в своем исследовании только нитевидных перьев, Hempel (1931) — полупуховых перьев у *Xantholaema rubricapilla.*

Половой диморфизм в окраске перьев достаточно детально изучен, чего нельзя сказать в отношении структуры пера. Хотя ввиду того, что функции пера у обоих полов сходны, в этом отношении нельзя ожидать резких различий; тем не менее вопрос заслуживает выяснения. Кроме общеизвестного факта половых различий в морфологии пера у кур, следует отметить специальное исследование Caridroit (1933) на утках хаки-кемпбелл, которое показало, что маховые перья у селезней уже и более заострены. Систематические исследования оперения обоих полов на всех группах перьев отсутствуют, в общем такое же положение имеет место и в отношении видовых и породных различий. Мы уже указывали ранее на работу Janda [22], произведшего сравнительно-видовое исследование строения некоторых элементов пера. Более обстоятельны работы Chandler (1916) и Schroeder [34], которые все же произведены, главным образом, с целью установления общих морфологических элементов и особенностей окраски пера. Последний автор, в частности, установил механизм сцепления образующих опахало лучей. Специфический видовой индикатор в перьях пытались отыскать Kockel (1909) и Gragert (1925). Kockel нашел, что видовые особенности перьевого покрова связаны с особенностями строения крючочков на лучах, количеством и формой последних, которые в пределах вида постоянны (это доказано им для отрядов *Gallinacei* и *Anseres*). Gragert в качестве такого индикатора предлагает использовать форму и размеры клеток рогового слоя, которые в пределах одного вида, даже у перьев различных птерилий, тождественны (отряды *Gallinacei* и *Columbae*). Принадлежность к той или иной расе, в частности, у домашних кур, не оказывает влияния на этот признак.

Особенности морфологии пера в зависимости от расы изучали также Рихтер (1926), Сахарова (1926) и Васина (1926). Последние два автора основываются на морфологии пуха у цыплят и устанавливают связь структуры пера со скоростью оперяемости и наследственной обусловленностью плотности оперения.

Роль возраста при возникновении структурных особенностей изучалась в работе Pernitza (1871). Автор касается только перьевого наряда у цыплят и дает сравнение деталей строения ювенального и дефинитивного пера.

По вопросу о морфологических основах технологических свойств пера литература отсутствует. Нет ни одной работы, в которой была бы сделана попытка дать в этой части научное обоснование для перо-пуховой промышленности. Taut [42], Niermann (1921), Neunzig (1931) и Hlouška (1934) не дают объяснения различиям в качестве пера. Neunzig в своей сводке ограничивается перечислением установленных практиками стандартов без какого-либо научного обоснования.

Исходя из изложенного, мы и поставили одной из главных задач настоящего исследования дать морфологическое обоснование сортоведению и стандартам пера с.-х. птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Материалом для исследования служили перья, собранные с различных пород домашней птицы с подразделением на группы в зависимости от положения на теле, возраста птицы, сезона и пола (табл. 1).

В связи с отсутствием в хозяйствах породистых гусей для изучения были выбраны перья наиболее распространенных отродий. Образцы составлялись исключительно из целых, вполне развитых перьев. В целях устранения возможных при установлении генерации оперения ошибок, образцы брались спустя некоторое время после линьки, когда по степени обношенности перья старой и новой генерации резко отличны друг от друга. Большинство образцов взято

Таблица 1

Материал

Вид и раса	Количество птиц	Генерация оперения	Птерилия
Гуси уральские „ кавказские Утки пекинские „ руанские „ хаки-кемпбелл „ инд. бегуны Куры б. леггорн	По 5 птиц каждого пола, генерации, оперения, расы и вида	Ювенальное, дефинитивное, летнее и зимнее	Маховые 1-го и 2-го порядка, рулевые, плечо, бедро, грудь, шея и спина

в течение лета и осени 1933 г., исключение составляют руанские утки и куры, перья которых были получены летом 1934 г.

Исследование проводилось по следующим основным пяти разделам (фиг. 1).

1. Измерение макроскопических размеров пера. Общая длина. Длина очина. Длина опахала (общая, а также отдельно, перьевой и пуховой части). Ширина опахала. Диаметр стержня на уровне одной, двух и трех четвертей общей длины пера.

2. Измерение микроскопических размеров (перьевая и пуховая части опахала отдельно). Число и длина бородок 1-го порядка на участке стержня длиною в 0.5 см (на расстоянии $^1/_5$ общей длины пера от основания и вершины). Диаметр бородок на расстоянии $^1/_3$ и $^2/_3$ их длины. Количество, длина и диаметр лучей на отрезке бородки в 5 мм длиной. Плотность опахала путем вычисления соотношения площади, занимаемой всеми структурными элементами, к общей площади опахала.

3. Гистологическое строение пера. Зарисовка под микроскопом поперечных срезов стержня в точках, где производилось указанное выше измерение диаметра. Определение планиметром площади коркового и мозгового слоя. Зарисовка под микроскопом бородок после просветления карбол-ксилолом. Определение планиметром площади коркового и мозгового слоя и пустот в последнем.

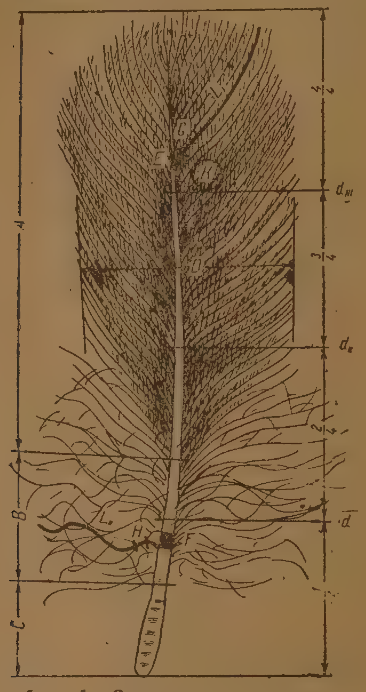
4. Удельный вес перьев. Определение удельного веса в эфире обычным путем. Взвешивалось определенное количество перьев (50) каждой группы, затем взвешивалась колба на 100 см³ с эфиром и та же колба с эфиром и пером. Эфир был выбран как жидкость, обладающая большею смачиваемостью пера по сравнению с водой. При работе с водой между перьями остается значительное количество воздуха, в эфире он удаляется почти полностью, и расхождения между отдельными определениями весьма незначительны, поскольку отдельные образцы перьев покрыты различным количеством жира. Параллельно было проведено определение удельного веса перьев, предварительно подвергнутых обработке эфиром. Сравнение полученных таким образом данных с данными по удельному весу «нормальных» перьев показало, что количество жира на перьях влияет на удельный вес лишь в очень слабой степени.

5. Форма, окраска и рисунок пера. Определялись путем зарисовки и фотографирования.

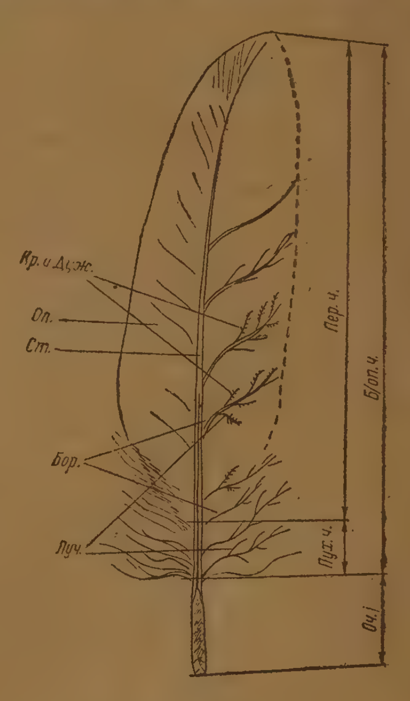
Исследование полностью по всем пяти разделам производилось на мелких контурных перьях туловища. На остальных перьях (за исключением пекинских уток, исследованных полностью) делались измерения микроскопических размеров и производились зарисовка и фотографирование. Более подробное описание отдельных элементов методики будет дано в соответствующих местах при изложении результатов исследования.

Представление о произведенных измерениях дает фиг. 1, на которой приведена схема пера со следующими обозначениями: A — длина перьевой части опахала; B — длина пуховой части опахала; $A + B$ — общая длина опахала;

C — длина стержня в безопахальной части; D — ширина опахала; d_I $d_{II}d_{III}$ — диаметр стержня (цифры справа — расстояние от основания пера); E — место определения числа бородок в перьевой части опахала (на протяжении 5 мм); F_1 — место определения числа бородок в пуховой части опахала; G — место определения числа лучей в перьевой части опахала (на протяжении 5 мм); H—то же в пуховой части опахала; K — место зарисовки участка опахала; L_I и L_{II} — бородки перьевой и пуховой части опахала, на которых изучались лучи.



Фиг. 1. Схема произведенных измерений



Фиг. 2. Схема пера

Ст. — стержень; *Оп.* — опахало; *Оч.* — очин; *Оп. ч.* — опахальная часть стержня; *Бор.* — бородки; *Луч.* — лучи; *Кр.* и *Дуж.* — крючочки и дужки; *Пух. ч.* — пуховая часть опахала; *Пср. ч.* —перьевая часть опахаал

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Занимавшиеся изучением строения пера исследователи пользовались различными названиями для одних и тех же элементов, что затрудняет во многих случаях возможность сопоставления. Нами была использована наиболее простая и распространенная система обозначения, принятая Stresemann (1933). Хотя строение пера испытывает значительные изменения в зависимости от целого ряда условий, однако во всех случаях один и тот же общий тип пера сохраняется. Он представлен схематически на фиг. 2.

В пере можно различать две основные, части: стержень (scapus) и пластинка или опахало (vexillum). Стержень, в свою очередь, разделяется на безопахальную часть, или очин (calamus), и часть, несущую опахало (rachis). Опахало является сложным образованием, состоящим из расположенных на стержне бородок первого порядка, или просто бородок (ramus),

и отходящих от них бородок 2-го порядка, или лучей (radius). Лучи, в свою очередь, несут различной формы образования, называемые крючочками и дужками, которые обеспечивают сцепление между лучами и бородками. Вследствие отсутствия крючочков на лучах нижней части опахала, бородки последней не соединены друг с другом и образуют так называемую пуховую часть опахала, в отличие от верхней или перьевой части. В дальнейшем мы будем пользоваться только теми названиями, которые напечатаны в разрядку.

В соответствии с сформулированными в введении задачами, изложение полученных данных будет вестись по двум основным разделам. Первый раздел заключает данные о морфологическом строении перьев в связи с их биологическими особенностями. Второй посвящен вопросу о морфологических основах технологических свойств пера.

Первоначально будет дана количественная характеристика основных элементов пера (длина, ширина и т. д.). Затем будут рассмотрены признаки, характеризующие микроскопическое строение перьев, хотя этот термин в данном случае не совсем точен, поскольку сюда отнесены и такие признаки, как число бородок и лучей, их длина и т. д. Они, однако, настолько тесно связаны с микроструктурой, что не могут рассматриваться изолированно от последней.

А. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЕРЬЕВ В СВЯЗИ С ИХ БИОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ

I. Характеристика основных элементов пера

Из перечисленных во введении факторов, оказывающих влияние на внешний вид пера, в первую очередь мы рассмотрим вопрос о значении топографического расположения.

В качестве примера воспользуемся данными по оперению пекинских уток (табл. 2), имея в виду, что обнаруженные соотношения, в общем, характерны и для остальных групп птицы, за исключением кур.

Таблица 2

Топографические различия в размерах основных частей пера пекинских уток. Зимнее перо (в % к общей длине)

	1 махи	2 махи	Рули	Бедро	Спина	Грудь
Общая длина, в см	21.2	15.5	12.6	10.6	6.3	5.7
Длина очина	26.6	23.3	21.8	7.2	6.6	7.2
„ опахала	73.4	76.7	78.2	92.8	93.4	92.8
„ перьевой части опахала	—	—	—	73.8	63.0	68.4
„ пуховой части опахала	—	—	—	19.0	30.4	24.4
Ширина опахала	16.0	16.5	24.9	35.0	45.4	43.4

Из сопоставления прежде всего общих размеров видно, что по этому признаку исследованные перья сильно отличаются друг от друга: наибольшей длиной характеризуются маховые первого порядка, далее идет равномерное уменьшение размеров до самых коротких перьев груди. По остальным признакам изученные перья разделяются на две группы. К первой группе относятся маховые первого и второго порядка и рулевые перья, условно обозначаемые нами «крупным пером», вторую группу составляют «мелкие перья» бедра, спины и груди*. Основные различия между ними заключаются в следующем. Перья первой группы имеют опахало однообразной структуры по всей его длине, и лишь у самого основания находится небольшая пуховая часть. Иное соотношение между перьевой и пуховой частью наблюдается на перьях второй группы. При-

* Данные для перьев груди применимы к перьям всей нижней части туловища.

мерно одна четверть всего опахала приходится на пуховую часть, резко отличную по строению от верхней перьевой части. Относительная длина всего опахала составляет у крупных перьев 76% общей длины пера, у мелких — 93%. Отчетливые различия имеют место и в ширине опахала: у крупных перьев опахало значительно у́же (19% общей длины пера по сравнению с мелким — 40%).

Таким образом, топографические различия в относительных размерах отдельных частей пера наблюдаются лишь между крупным и мелким оперением. В пределах каждой группы сохраняется одно и то же соотношение, и отдельные перья разнятся лишь по абсолютной длине. Значительно бо́льшим разнообразием характеризуется форма опахала, подробный анализ которой не входил в задачу настоящего исследования.

Анализ соответствующих данных по другим видам птицы не выявил каких-либо отклонений от описанной выше схемы соотношения отдельных частей пера.

Так как описанные сопоставления проводились на перьях одной генерации — на зимнем пере взрослых уток, — возникает вопрос, в какой мере сделанные выводы можно распространить и на другие генерации оперения. У гусей и уток в течение жизни сменяются четыре вида оперения: ювенальное и дефинитивное оперение растущей птицы и периодически обновляющееся летнее и зимнее перо взрослой особи. Для решения вопроса, в какой мере соотношение частей пера сохраняется у всех перечисленных генераций, мы базировались на мелком пере нижней части туловища. Выбор именно этой птерилии объясняется тем, что мелкое перо по биологическому значению и в практическом отношении представляет наибольший интерес. Как и в первом случае, использовалось перо пекинских уток (табл. 3).

Таблица 3

Возрастные и сезонные различия в размерах основных частей пера (в % к общей длине). Перья груди пекинских уток

	Ювенальн.	Дефинит.	Летнее	Зимнее
Общая длина пера, в мм	53	56	59	58
Длина очина	8	8	8	8
„ опахала	92	92	92	92
„ перьевой части опахала	—	54	69	68
„ пуховой части опахала	—	28	23	24
Ширина опахала	37	42	42	42

Наиболее резкое различие наблюдается между ювенальным пером, с одной стороны, и дефинитивным, летним и зимним, с другой. Первое короче и имеет более узкое опахало с весьма слабо развитой пуховой частью. Между тремя последними генерациями различия значительно меньше: несколько отличаясь по общей длине и развитию пуховой части, они располагаются по возрастанию первого признака так: дефинитивное, зимнее и летнее, по второму — в обратном порядке. Аналогичные соотношения между указанными четырьмя генерациями оперения, независимо от пола, наблюдаются и у остальных изученных групп птиц. Если же сравнить их между собой, обнаруживается ряд существенных различий, о которых можно судить на основании табл. 4. Следует при этом иметь в виду, что данные, относящиеся к перьям уток руанской породы, тождественны с аналогичными данными по хаки-кемпбелл и бегунам.

Наиболее существенные видовые различия сводятся к тем же пунктам, — общая длина пера, соотношение перьевой и пуховой части опахала и его ширина. По первому признаку исследованные виды птиц располагаются в следующем нисходящем порядке: куры, гуси, пекины и руаны. Та же последовательность сохраняется и по степени развития пуховой части опахала. У кур опахало больше чем наполовину состоит из пуховой части, тогда как у остальных видов,

Таблица 4

Видовые и расовые различия в размерах основных частей пера (в % к общей длине). Перья груди. Средние цифры для трех дефинитивных генераций

	Гуси	Пекины	Руаны	Куры
Общая длина пера, в мм	60	55	46	70
Длина очина	10	[illegible]	10	6
„ опахала	90	92	90	94
„ перьевой части опахала	64	68	68	44
„ пуховой части опахала	28	25	22	50
Ширина опахала	52	45	42	38

слабо различающихся между собой, пуховая часть имеет меньшую длину (22—26%). Ширина опахала изменяется в иной последовательности: самое широкое опахало у гусиного пера, далее идут утки и, наконец, куры.

В итоге перо различных видов и рас с.-х. птицы может быть охарактеризовано следующим образом. Перо гусиных птиц (гуси и утки) значительно короче пера куриных. В пределах отряда гусиных, одновременно с меньшей общей длиной пера, имеет место снижение относительной ширины опахала и длины его пуховой части. Весьма вероятно, что различия по первому признаку стоят в связи с величиной животного, как это было отмечено ранее в нашей работе по росту перьев (Штрайх и Светозаров, 1935, 1936). В этом отношении характерно, что у уток таких пород, как руаны, хаки и бегуны, мало отличающихся по величине, перья одинаковы по размерам. У более крупных пекинских уток перо длиннее, и еще длиннее у гусей. Указанная закономерная зависимость нарушается при сравнении с принадлежащими другому отряду курами; в этом случае бóльшую длину пера следует отнести к разряду таксономических признаков. Характерно, что и соотношение отдельных частей пера у кур иное.

Все приведенные выше данные основываются на средних цифрах по обоим полам, так как мы намеренно до сих пор игнорировали половой диморфизм. Это было тем более законно, что при предварительном сравнении топографических особенностей по самцам и самкам отдельно каких-либо существенных различий не выявилось. Если исключить маховые, по всем остальным партиям перьев различие между полами сводится к несколько большей общей длине пера у самцов, тогда как соотношение между отдельными элементами пера остается одним и тем же. По маховым, как правило, половой диморфизм выражен значительно резче и требует особого рассмотрения. У гусей половые различия в размерах всех

Таблица 5

Половой и возрастной диморфизм в размере маховых. Руанские утки (все данные в мм)

Пол и возраст:	№№ перьев									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Взрослые ♂♂	24.1	25.2	25.4	24.0	23.7	22.1	21.1	19.3	18.0	16.8
„ ♀♀	20.8	21.4	22.8	20.9	20.2	19.8	19.0	19.0	18.0	16.4
Молодые ♂♂	21.0	21.9	22.0	21.4	20.7	19.2	18.4	17.1	16.1	15.1
„ ♀♀	17.3	19.4	19.7	19.8	19.4	18.5	17.6	17.1	16.3	15.6
♂♂ Взрослые	24.1	25.2	25.4	24.0	23.7	22.1	21.1	19.3	18.0	16.8
♂♂ Молодые	21.0	21.9	22.0	21.4	20.7	19.2	18.4	17.1	16.1	15.1

исследованных перьев приблизительно одинаковы. Оперение первой генерации, развивающееся у молодой птицы, у самцов и самок равной длины; половые различия появляются на маховых лишь после очередной линьки крыла. У уток в размере маховых наблюдаются значительные половые различия. В качестве примера приводим данные по руанским уткам (табл. 5).

Наиболее отчетливо различия выявляются в размерах наружных маховых. Ближе к туловищу разница постепенно уменьшается, и самые внутренние маховые оказываются равной величины. Это справедливо как по отношению к взрослой, так и к молодой птице, несмотря на различия в абсолютной величине маховых у тех и других. Не приведенные в таблице данные по второстепенным маховым свидетельствуют об отсутствии полового диморфизма в их длине. Таким образом данные по половым различиям в размерах маховых у уток и гусей показывают разницу в этом отношении между теми и другими. Нам кажется, что это можно объяснить следующим образом. У гусей первая генерация маховых развивается в более раннем, чем у уток, возрасте (Штрайх и Светозаров, 1935, 1936), а половое созревание наступает значительно позже. В результате развитие маховых у гусей происходит в нейтральный в половом отношении момент, тогда как у уток протекает под контролем полового гормона. Не исключена также возможность, что у гусей половые различия в оперении носят вторичный характер и зависят исключительно от разницы в величине тела, являющейся первичным половым признаком. У уток различия в размерах обоих полов настолько значительны, что расхождение в длине маховых трудно объяснить действием этого фактора. Помимо маховых первого порядка, у уток половой диморфизм выражен также в форме второстепенных маховых, которые у самок имеют более округленный конец (Caridroit, 1933). Характер полового диморфизма в оперении кур общеизвестен: он выражается не только в размерах, но и в форме перьев многих птерилий. Отметим лишь, что в отношении размеров маховых первого и второго порядка наблюдаются те же соотношения, что и уток.

На этом мы заканчиваем характеристику особенностей основных элементов пера. Отмеченными различиями, конечно, не охватываются все особенности строения перьев. Естественно полагать, что топографические, сезонные и возрастные различия находят свое отражение и в тонкой структуре пера, в его микроскопическом строении.

II. Значение микроскопического строения при определении биологических и механических свойств пера

Описанные выше особенности внешнего строения различных генераций оперения, с одной стороны, связаны с различным назначением каждого типа оперения, а с другой — указывают на степень биологической приспособленности отдельных видов птиц. Особенности тонкого строения пера могут дать более исчерпывающий ответ на вопрос о влиянии различного рода факторов на морфологию пера. При решении этой задачи нам казалось целесообразным не только изучить строение и размеры бородок, лучей и т. д., но и установить связь между этими признаками и такими определяющими биологическое значение пера свойствами, как различия в перьевой и пуховой части опахала, строение последней, упругость стержня, бородок и всего пера, плотность и упругость опахала и удельный вес пера. При этом мы обратили главное внимание на возрастные, сезонные, расовые и видовые особенности в микроскопическом строении перьев. По изложенным ранее соображениям это исследование велось нами только на мелком оперении нижней части туловища. Топографические различия, разработанные в меньшей степени, будут кратко обсуждены в конце настоящего раздела.

Различия в строении перьевой и пуховой части опахала

Перьевая часть, как известно, представляет собою плотную упругую пластинку, состоящую из прилегающих друг к другу бородок, сцепленных лучами

и крючочками; пуховая часть состоит из отдельных несоединенных бородок, отходящих от стержня в различных направлениях. В табл. 6 приведены данные по особенностям строения обеих частей опахала, основанные на их микроскопическом изучении.

Помимо хорошо известной особенности бородок пуховой части, заключающейся в отсутствии крючков лучей, они короче и имеют значительно меньшую толщину по сравнению с бородками перьевой части. Число бородок в перьевой части значительно меньше, чем в пуховой, причем это количество строго постоянно для данного вида птицы; у гусей 14, у уток 11, у кур 16. То же самое нужно сказать и о числе бородок в пуховой части, которое, как показало дальнейшее исследование, колеблется в зависимости от генерации оперения. Помимо отмеченных особенностей, сравниваемые части опахала отличаются также по толщине лучей, диаметр которых в перьевой части больше. Из сравнения данных по отдельным расам видно, что по совокупности всех признаков наиболее резко отличаются перьевая и пуховая часть пера у гусей и меньше всего — у кур. Пекинские утки занимают среднее положение между гусями и остальными породами уток.

Последнее обстоятельство особенно ясно выступает при сравнении исследованных групп птицы по строению только пуховой части опахала (табл. 7).

Таблица показывает, что, в общем, наибольшей степенью развития отдельных элементов характеризуется пуховая часть пера у гусей. Затем идут пекины, руаны (и другие породы уток) и, наконец, куры. Несколько менее отчетливое падение толщины бородок идет в том же направлении, как и уменьшение числа лучей. Диаметр последних и длина бородок остаются постоянными.

Приведенные данные являются средними цифрами для каждой породы путем суммирования показаний для отдельных генераций оперения. Между последними также наблюдаются определенные различия, как это видно из табл. 8.

Таблица 6

Различия в строении перьевой и пуховой части опахала

		Гуси	Пекины	Руаны	Куры
Бородки					
Число	Перьевая часть	14	11	11	16
	Пуховая часть	30	23	23	19
Диаметр, μ	Перьевая часть	62	61	54	37
	Пуховая часть	38	37	37	32
Длина, мм	Перьевая часть	23	22	17	20
	Пуховая часть	19	17	15	17
Лучи					
Число	Перьевая часть	14	12	14	12
	Пуховая часть	17	13	12	11
Диаметр, μ	Перьевая часть	14	16	13	10
	Пуховая часть	10	10	10	10

Таблица 7

Видовые различия в строении пуховой части опахала

	Гуси	Пекины	Руаны	Куры
Длина бородок, мм	19	17	15	17
Число бородок	30	23	23	19
Диаметр бородок, μ	38	37	37	32
Число лучей	17	13	12	11
Диаметр лучей, μ	10	10	10	10

По числу бородок особенно резкое различие наблюдается между ювенальным пером и остальными тремя генерациями. Первое имеет значительно меньшее число бородок, при этом более тонких и коротких; меньше также и число лучей. Если сравнить эти цифры с данными табл. 7, можно убедиться, что по степени развития элементов пуховой части ювенальное оперение уток весьма сходно с оперением взрослых кур. Наибольшего развития они достигают в зимнем

Таблица 8

Возрастные и сезонные различия в строении пуховой части опахала (пекинские утки)

	Ювенальн.	Дефинит.	Летнее	Зимнее
Длина бородок, мм	15	19	19	19
Число бородок	20	25	22	24
Диаметр бородок, μ	35	40	38	43
Число лучей	11	14	13	14
Диаметр лучей, μ	9	10	10	10

и первом дефинитивном оперении, в летнем развиты несколько слабее. Аналогичные соотношения наблюдаются и у прочих исследованных видов птиц (в целях экономии места мы не приводим здесь всех данных). Таким образом, в отношении исследованного признака отчетливые колебания имеются не только между тремя основными группами птицы (гуси, утки, куры), но и в пределах каждой из них. Ювенальное оперение, как правило, стоит значительно ниже других генераций оперения этой же породы.

Строение перьевой части и плотность опахала

Одна из наиболее важных частей пера, перьевая часть опахала, имеет, как известно, большое биологическое значение. Поскольку, например, основное назначение мелкого контурного пера заключается в защите птицы от неблагоприятных внешних условий и придании телу гладкой, удобообтекаемой формы, успешность выполнения этих функций зависит от плотности, упругости и формы опахала.

В различные сезоны птица находится под действием изменяющихся внешних факторов и в силу этого в строении опахала отдельных генераций оперения следует ожидать различия. Что это действительно так, видно из данных табл. 9. Верхний ряд цифр указанной таблицы, обозначенный как «плотность опахала», получен путем зарисовки под микроскопом участка опахала и последующего планиметрического определения общей площади его структурных элементов.

Молодые птицы — ювенальное, а взрослые особи — летнее оперение носят в теплое время года, тогда как первое дефинитивное и зимнее перо одевается осенью и сменяется лишь весною следующего года. В соответствии с этим плотность опахала первых двух генераций ниже (53—62 против 67—70%; см. также фиг. 3). Уменьшение плотности происходит, главным образом за счет истончения бородок. Между ювенальным оперением и всеми остальными генерациями различие касается и других признаков, — числа и толщины лучей.

Различия в биологии отдельных видов птицы также находят отражение в рассматриваемом признаке (табл. 10 и фиг. 4)

Как видно из табл. 10, плотность опахала уменьшается от гусей к курам. Утки занимают среднее положение, причем и в этом случае пекины стоят выше остальных пород уток. В основном различия обусловливаются теми же причинами, как и в рассмотренном выше примере с плотностью опахала различных генераций оперения, т. е. — диаметром бородок. У гусей бородки почти вдвое толще, чем у кур. Чтобы зависимость между показателем плотности опахала и структурными особен-

Таблица 9

Возрастные и сезонные различия в плотности опахала (пекинские утки)

	Ювенальн.	Дефинит.	Летнее	Зимнее
Плотность опахала в %	53	67	62	70
Диаметр бородок (D), μ	49	62	58	65
Число бородок (N)	11	11	11	11
$D \times N$	540	680	640	715
Диаметр лучей (d) μ	11	12	12	12
Число лучей (n)	11	16	16	16
$d \times n$	121	192	192	192
$(D \times N) + (d \times n)$	661	872	832	907

Таблица 10

Видовые различия в плотности опахала

	Гуси	Пекины	Руаны	Куры
Плотность опахала в %	77	70	60	55
Диаметр бородок (D), μ	62	61	54	37
Число бородок (N)	14	11	11	16
$D \times N$	850	670	594	591
Число лучей (n)	14	12	14	12
Диаметр лучей (d)	14	16	13	10
$d \times n$, μ	190	186	180	120
$(D \times N) + (d \times n)$	1040	856	680	711

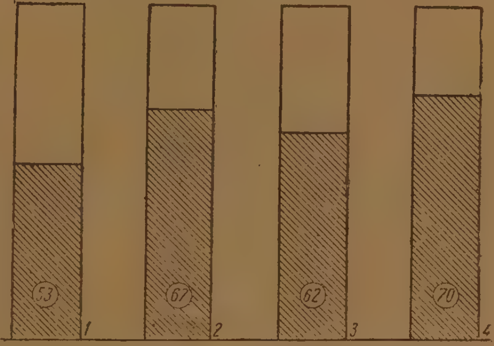
ностями выступила более отчетливо, в нижнем горизонтальном ряду табл. 9 и 10 дана сумма площадей бородок и лучей, вычисленных путем перемножения их толщины и количества. Как видно из приведенных цифр, плотность опахала уменьшается в соответствии с уменьшением площади.

Подводя итоги сказанному о плотности опахала, можно сделать вывод, что этот признак определяется толщиной и количеством бородок и лучей. Наибольшие показатели плотности опахала характеризуют оперение гусей, несколько меньше — уток, куры стоят ниже всех остальных видов птицы. Пекинские утки обладают опахалом более плотным, чем другие породы, и в этом отношении приближаются к гусям.*

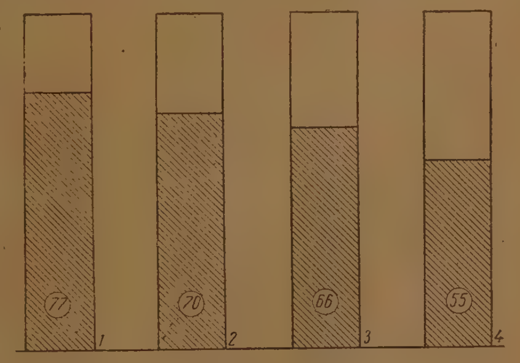
Строение бородок

Упругость опахала и всего пера в значительной степени определяется механическими свойствами бородок и стержня, зависящими, в свою очередь, от их гистологического строения. Как известно, бородки и стержень состоят из двух частей: внешнего сплошного к о р к о в о г о слоя и внутреннего пористого или м о з г о в о г о. Естественно, что при одном и том же диаметре бородок механические их свойства будут выше при более мощном развитии коркового слоя. Описание соответствующих данных мы начнем с возрастных и сезонных особенностей строения бородок (табл.).

Как уже указывалась выше, диаметр бородок меняется в зависимости от генерации оперения. Меньше всего он у ювенального пера, несколько больше у летнего, затем идет дефинитивное и, наконец, зимнее перо. Поскольку у ювенального пера относительный диаметр мозгового слоя наиболее велик, оно характерно своим наиболее тонким корковым слоем; три остальных генерации в этом отношении практически одинаковы.



Фиг. 3. Возрастные и сезонные различия в плотности опахала: *1* — ювен. оп., *2* — дефин. оп.; *3* — летн. оп.; *4* — зимн. оп.



Фиг. 4. Видовые различия в плотности опахала: *1* — гуси; *2* — пекины; *3* — руаны; *4* — куры

* Эти различия отчетливо выступают при сопоставлении приводимых ниже зарисовок одних и тех же участков опахала у различных пород птицы (фиг. 5—8).

Таблица 11

Возрастные и сезонные различия в строении бородок (пекинские утки)

	Ювенальн.	Дефинит.	Летнее	Зимнее
Абсолютные цифры				
Общий диаметр, μ	50	59	52	64
Диаметр мозгового слоя, μ	37	36	33	38
Диаметр пустот, μ	12	18	14	20
В % к общему диаметру				
Диаметр мозгового слоя	76	62	64	60
Диаметр пустот .	23	31	27	32

Таблица 12

Видовые различия в строении бородок

	Гуси	Пекины	Руаны	Куры
Абсолютные цифры				
Общий диаметр, μ	62	56	50	46
Диаметр мозгового слоя, μ	39	35	31	29
Диаметр пустот, μ	25	17	15	11
В % к общему диаметру				
Диаметр мозгового слоя	64	62	62	63
Диаметр пустот .	40	30	30	24

Можно лишь отметить, что летнее перо по этому признаку несколько отличается от дефинитивного и зимнего (фиг. 9).

Так как химический состав перьев практически одинаков (см. Aron, 1908), упругость опахала следует поставить в прямую зависимость от толщины коркового слоя бородок. Таким образом, опахало ювенального пера обладает значительно меньшей упругостью по сравнению с остальными генерациями, из которых наиболее упругим следует считать зимнее, имеющее самые большие показатели внешнего диаметра и относительной толщины коркового слоя.

Нижний ряд цифр табл. 11 указывает на степень пористости мозгового слоя, которая оказывается наивысшей у зимнего пера и наименьшей у ювенального. Последние данные имеют особое значение при определении удельного веса перьев и будут дополнительно рассмотрены в следующем разделе.

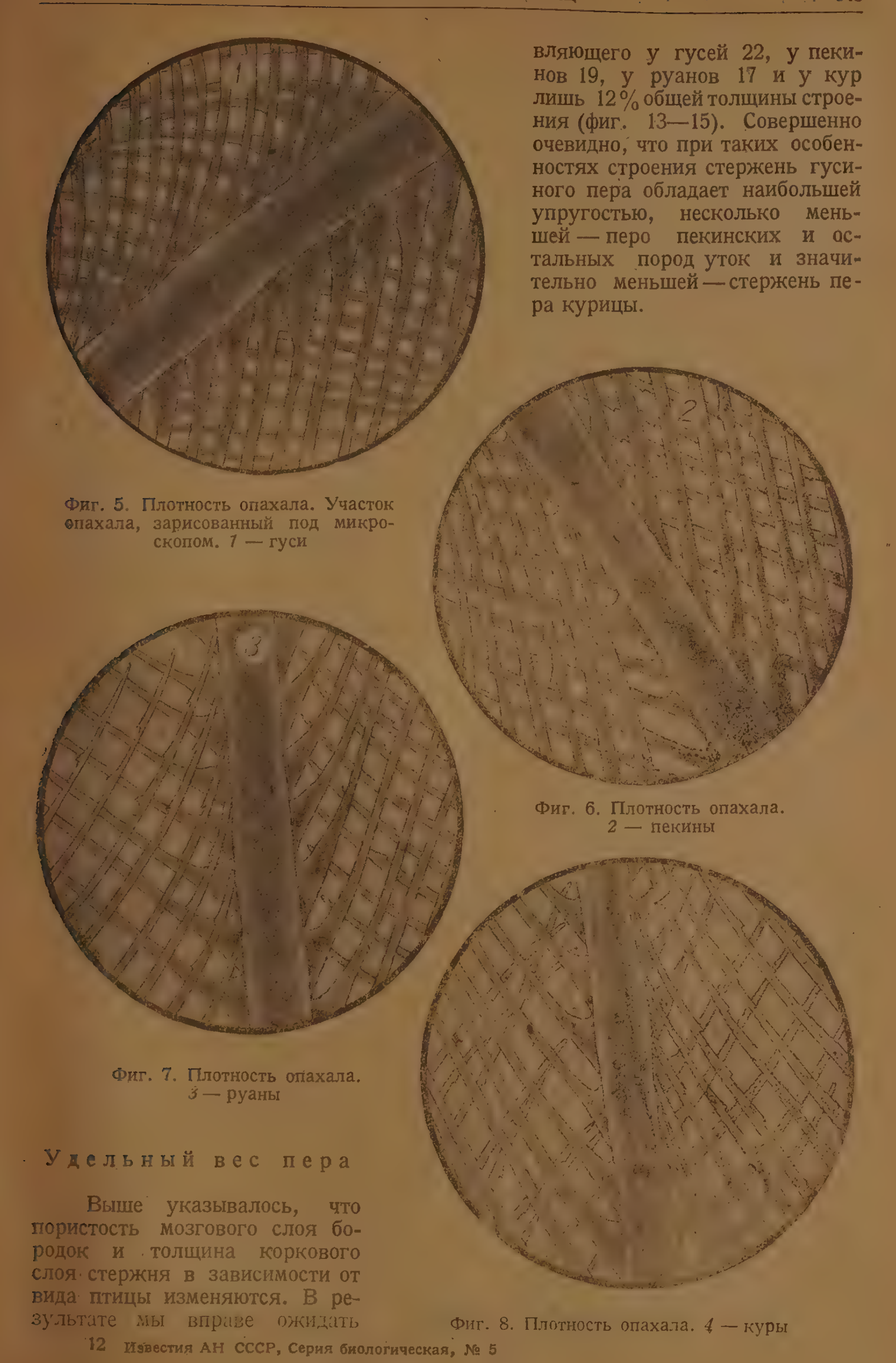
О видовых различиях в строении бородок можно судить на основании данных табл. 12 (фиг. 10).

Размеры общего внешнего диаметра бородок падают от гусей к курам. При равенстве диаметра мозгового слоя относительная толщина коркового слоя остается одной и той же. Естественно, что при таких условиях упругость и вообще прочность бородок пропорциональна их внешнему диаметру. В этом же направлении от гусей к курам идет и уменьшение пористости мозгового слоя (фиг. 11—12).

Строение стержня

Упругость всего пера, помимо качества опахала, обусловливается также строением стержня (табл. 13).

Как видно из таблицы, толщина стержня перьев у отдельных групп птиц, как и в отношении бородок, различна, причем в этом случае породы располагаются в ином порядке. Куры оказываются впереди остальных, затем идут гуси, пекины и, наконец, руаны. Однако при оценке строения стержня необходимо учитывать еще ряд признаков. В то время как бородки почти на всем протяжении имеют одинаковую толщину, стержень представляет собою сильно вытянутый конус. Уменьшение его диаметра от основания к вершине происходит у отдельных групп птицы различно, что, конечно, должно сказываться на его механических свойствах. Как видно из соответствующих цифр табл. 13, у гусей толщина стержня уменьшается к вершине в 2.5 раза, у пекинов в 3, у руанов в 4, а у кур даже в 5 раз. Параллельно с этим уменьшается толщина коркового слоя, соста-



вляющего у гусей 22, у пекинов 19, у руанов 17 и у кур лишь 12% общей толщины строения (фиг. 13—15). Совершенно очевидно, что при таких особенностях строения стержень гусиного пера обладает наибольшей упругостью, несколько меньшей — перо пекинских и остальных пород уток и значительно меньшей — стержень пера курицы.

Фиг. 5. Плотность опахала. Участок опахала, зарисованный под микроскопом. 1 — гуси

Фиг. 6. Плотность опахала. 2 — пекины

Фиг. 7. Плотность опахала. 3 — руаны

Фиг. 8. Плотность опахала. 4 — куры

Удельный вес пера

Выше указывалось, что пористость мозгового слоя бородок и толщина коркового слоя стержня в зависимости от вида птицы изменяются. В результате мы вправе ожидать

Таблица 13

Строение стержня

Вид птицы	Расстояние от основания пера	Наибольший диаметр стержня в мм	Диаметр стержня на различных уровнях, в % к наиб. диаметру		
			общий	мозговой слой	корковый (толщина)
Гуси	1/4	0.75	100	83	17
	2/4		66	43	23
	3/4		40	18	22
Пекины	1/4	0.64	100	75	25
	2/4		64	32	32
	3/4		35	16	19
Руаны	1/4	0.54	100	76	24
	2/4		51	22	29
	3/4		24	7	17
Куры	1/4	0.8	100	82	18
	2/4		45	20	25
	3/4		22	10	12

соответствующих различий в плотности перьев, а следовательно, и в их удельном весе. Определение удельного веса подтвердило это предположение (табл. 14).

Как видно из табл. 14, удельный вес испытывает значительные колебания от породы к породе. Легче всего перья гусей, удельный вес которых равен 0.36, самые тяжелые — куриные, с удельным весом 0.57, утиное перо занимает среднее положение. Расхождения между отдельными определениями не превышают 0.066.

Таблица 14

Удельный вес пера

Вид птицы	Удельный вес	
	Отдельные определения	Среднее
Гуси	0.353	0.36
	0.386	
	0.341	
Пекины	0.417	0.42
	0.410	
	0.436	
Руаны	0.468	0.44
	0.409	
	0.442	
Куры	0.575	0.57
	0.550	
	0.558	

Топографические особенности микроскопического строения пера

В заключение рассмотрим, какой отпечаток накладывают топографические особенности на строение пера и его физические свойства. Ранее указывалось, что крупное перо отличается от мелкого отсутствием пуховой части опахала. У мелкого пера этот признак развит также различно: сильнее всего у перьев груди, шеи и спины, тогда как перья бедра и плеча имеют опахала с менее развитой пуховой частью. На основании данных по числу, длине и диаметру лучей, первоначально сравним степень развития этих элементов в пуховой части опахала (табл. 15).

Первые три группы перьев — грудь, шея и спина — по этому признаку совершенно сходны. Число, длина и диаметр бородок и лучей во всех случаях одинаковы. Таким образом, характеристика, данная пуховой части опахала

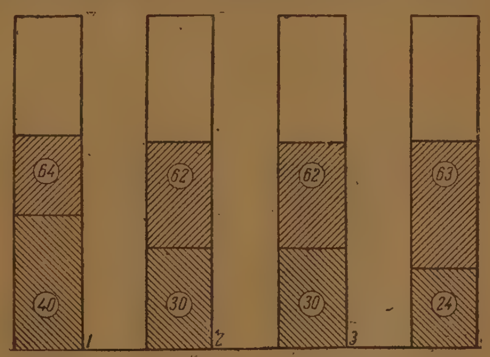
Таблица 15

Топографические особенности строения перьев (зимнее перо пекинских уток)

(длина — в мм; диаметр — в μ)

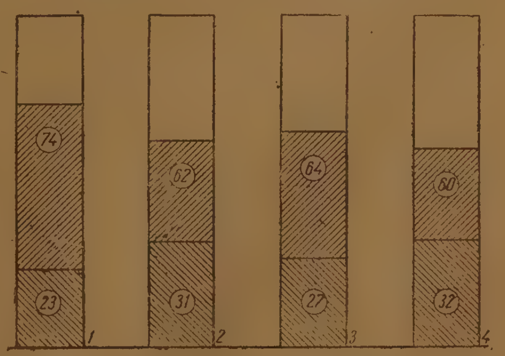
Топографическое положение образца	Перьевая часть опахала					Пуховая часть опахала					Плотность опахала		
	Бородки			Лучи		Бородки			Лучи		Площадь		Общая площадь бородок и лучей μ^2
	число	длина	диаметр	число	диаметр	число	длина	диаметр	число	диаметр	бородок	лучей	
Грудь	11	18	61	13	16	32	20	37	15	10	671	218	889
Шея	11	19	59	14	16	20	19	41	17	10	619	224	873
Спина	11	20	58	15	14	22	19	39	13	10	638	210	848
Бедро	8	27	55	12	14	14	25	47	18	10	440	168	608
Плечо	8	26	69	15	16	15	26	51	18	10	551	240	791
Рулевые	9	35	55	19	13	—	—	—	—	—	495	247	742
2 маховые	12	18	68	38	45	—	—	—	—	—	816	1710	2526
1 маховые	12	18	80	38	45	—	—	—	—	—	961	1710	2671

перьев груди, полностью сооответствует всем мелким перьям вообще. Строение пуховой части перьев бедра и плеча несколько иное и отличается меньшим числом бородок и большим их диаметром. Отсюда следует, что и при учете более тонкого строения пуховой части сохраняется то же разделение мелкого оперения на группы, которое сделано ранее на основании длины пуховой части.



Фиг. 9. Возрастные и сезонные различия в строении бородок. Обозначения, как на фиг. 3

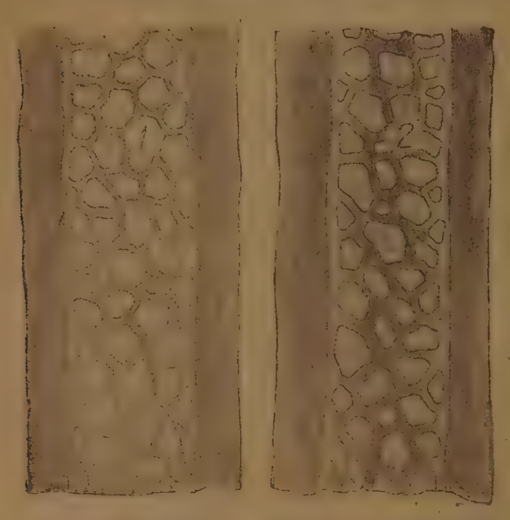
При оценке строения перьевой части опахала прямого определения ее плотности не производилось, и суждение прежде всего может быть основано на данных о числе, длине и диаметре бородок и лучей. Как видно из соответствующих цифр, строение опахала мелких перьев сходно. В первую очередь это относится к мелкому перу груди, шеи и спины, в чем можно убедиться на основании числа, длины и диаметра бородок и лучей. Плотность опахала также остается одной и той же, что видно из данных о занимаемой бородками и лучами площади (см. крайние правые графы таблицы). Перья бедра, плеча и хвоста имеют меньшее число бородок, и плотность опахала у них соответственно меньше.



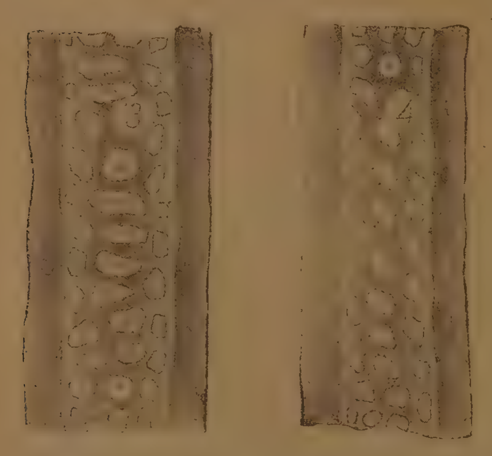
Фиг. 10. Видовые различия в строении бородок. Обозначения, как на фиг. 4

Совершенно иное строение опахала имеют маховые. Число бородок у них примерно то же, что и у других перьев, но лучей вдвое больше (38 против 15), а их

диаметр в три раза превосходит диаметр лучей остальных перьев. В результате плотность опахала маховых более чем в три раза выше по сравнению с мелкими и средними перьями. Значение этих различий становится понятным, если учесть значение, которое имеет опахало маховых перьев при полете.



Фиг. 11. Строение бородок. Участок бородки, зарисованный под микроскопом. *1* — гуси; *2* — пекины



Фиг. 12. Строение бородок. Участок бородки, зарисованный под микроскопом. *3* — руаны; *4* — куры

Б. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ПЕРА

Как уже указано во введении, существующие данные о технологических свойствах пера в значительной степени основаны на эмпирических, весьма приближенных определениях, далеко не охватывающих всего разнообразия имеющихся перьев. Сортировка только по виду птицы (гуси, утки и др.) значительно снижает стоимость пера отдельных пород, оперение которых иногда по технологическим качествам стоит значительно выше других пород того же вида. Практики предполагали, что перо пекинских уток стоит выше других пород по своим технологическим качествам; существующая в настоящее время грубая оценка последних, однако, не позволяла научно обосновать это предположение. Для указанной цели была необходима разработка точных и объективных методов оценки важнейших свойств пера, его упругости, удельного веса, степени развития пуховой и перьевой части опахала и т. д. Поскольку перо является продуктом, получаемым с живого объекта, естественно, что различия в технологических качествах различных групп перьев определяются биологическими свойствами и, в первую очередь, структурными особенностями. Отсюда и вытекала необходимость изучения строения перьев, на основе которого можно было бы установить, какими именно структурными и другими особенностями определяются перечисленные выше технологические свойства пера. В первую очередь это должно относиться к внутреннему строению перьев, поскольку уже а приори можно предположить, что именно этот признак в значительной степени определяет механические свойства пера.

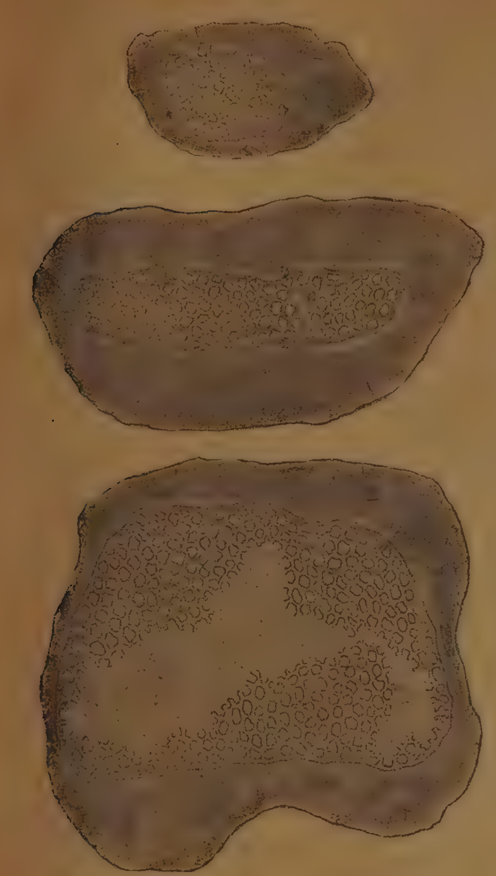
В предыдущем разделе было выяснено, какие различия имеются в морфологии перьев отдельных генераций оперения различных видов и рас домашней птицы. На основании полученных данных предстояло решить два имеющих практическое значение вопроса.

1. Какими структурными особенностями определяется технологическая ценность пера и.

2. Как оценить качество пера в зависимости от вида птицы, сезона и возраста.

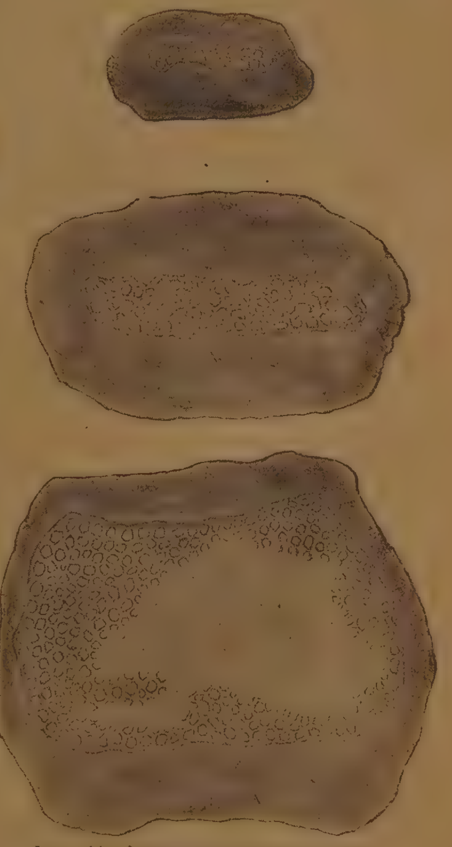
Касаясь биологической ценности пера, мы указывали на следующие основные его качества, — упругость стержня, степень развития пуховой части опахала, плотность и упругость перьевой части и удельный вес. Эти признаки в то же самое время определяют и технологическую ценность пера.

На основании анализа данных по структуре можно сделать вывод, что упругость стержня определяется двумя моментами: степенью падения его диаметра и толщиной коркового слоя. Развитие пуховой части опахала зависит от количества бородок и толщины и числа лучей. Плотность опахала обусловливается диаметром и количеством бородок и лучей. Упругость опахала определяется упругостью стержня, плотностью опахала и упругостью самих бородок, зависящей от их диаметра и толщины коркового слоя. Удельный вес перьев находится в прямой зависимости от соотношения в стержне и бородках коркового и мозгового слоя и от пористости последнего.



Фиг. 13. Строение стержня — пекины

Путем сравнения строения перьев различных генераций были установлены следующие особенности. Наиболее отчетлива разница между ювенальным оперением, с одной стороны, и дефинитивным, летним и зимним, — с другой. Первое короче и имеет узкое опахало с весьма незначительной по длине пуховой частью. Количество бородок пуховой части мень-



Фиг. 14. Строение стержня — руаны

ше, чем у взрослой птицы, и они тоньше и короче. Строение перьевой части опахала также отлично и характеризуется меньшим числом более тонких бородок и лучей. Стержень пера тонкий, резко суживающийся к концу, с более развитым мозговым слоем и относительно тонким корковым. Аналогичное соотношение между этими слоями имеет место и в бородках с той разницей, что пористость мозгового слоя у ювенального пера меньше. У остальных трех генераций строение дефинитивного и зимнего пера тождественно. Летнее отличается теми же признаками, что и ювенальное, но менее резко выраженными.



Фиг. 15. Строение стержня — куры

Если сравнивать отдельные группы птицы между собой, отношение длины перьевой и пуховой части опахала и ширина последнего всегда остаются постоянным. Резко разнится степень развития отдельных элементов пуховой части, которая выше у гусей, ниже у пекинов и у других пород уток и еще ниже у кур. Внутреннее строение бородок изменяется в сторону уменьшения толщины коркового и пористости мозгового слоя от гусей к курам. В стержне, наряду с уменьшением толщины коркового слоя, у кур по сравнению, с гусями наблюдается более резкое падение толщины по направлению от основания к вершине. Таким образом, по всем перечисленным признакам на первом месте стоит гусиное перо. Оно резко отлично от перьев других птиц по удельному весу и механическим свойствам. За гусиным пером в направлении снижения качества следует утиное, причем перья руанских уток, хаки-кемпбелл и индийских бегунов совершенно тождественны. Особо стоят пекинские утки, которые по подавляющему большинству признаков находятся выше других уток и приближаются к гусям. Это дает право выделить их в особую группу и сделать соответствующие практические выводы в отношении сортировки. Перо кур резко отлично от пера водоплавающей птицы по слабому развитию основных структурных элементов. Ювенальное перо различных пород гусей и уток сходно между собою и по качеству приближается к куриному.

Таким образом, на основании данного исследования, можно сделать следующие практические выводы. Сортировка пера только по виду птицы значительно снижает его качество, поскольку отдельные генерации оперения неравноценны в технологическом отношении. Поскольку дифференцированная сортировка связана с некоторыми техническими трудностями, практически можно говорить о выделении низкого по качеству ювенального оперения гусей и уток и об отдельном сорте пера пекинских уток. Перо таких пород уток, как руан-

ские, хаки-кемпбелл и индийские бегуны, совершенно равноценно, и поэтому разделение их может производиться лишь в соответствии с окраской.

Поскольку в нашем исследовании мы имеем дело с отдельными перьями, естественно, что полученные данные лишь в известной степени характеризуют технологические свойства пера, как товара. Упругость, удельный вес и другие свойства перьевой массы, в определенной степени зависящие от свойств отдельных перьев, требуют по отношению к последней дополнительной оценки особыми методами, выработка которых выходит за пределы задач данной работы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ввиду того что использованный в нашей работе материал по систематическому положению и биологии мало различается, для окончательного решения биологических вопросов он недостаточен. Однако большее внимание вообще уделялось нами обоснованию хозяйственных качеств пера. Наиболее важным результатом в этой связи нужно считать выявление тех морфологических элементов, которые определяют физические свойства пера. Нами установлено, что удельный вес пера определяется соотношением коркового и мозгового слоя и степенью пористости последнего. Удельный вес пера у гусей значительно меньше, чем у кур. Исчерпывающее объяснение происхождения данной особенности (здесь играют роль, повидимому, связь с водной стихией и различия в летных качествах) до исследования ряда других видов дать трудно. Далее нами установлен факт меньшей плотности ювенального пера по сравнению с дефинитивным. Биологическое значение этой особенности более ясно. Поскольку орнитологам хорошо известно, что птицы перед отлетом, как правило, надевают дефинитивный наряд и в нем зимуют, эту особенность следует считать приспособлением к климату. Подтверждение этому мы видим и в установленном нами факте меньшей плотности пера так называемого летнего наряда по сравнению с зимним. Последний характеризуется также большим развитием пуховой части пера, что равным образом отличает дефинитивное перо от ювенального. В отношении видовых различий в плотности можно констатировать более высокие показатели у гусей по сравнению с утками, что, повидимому, также объясняется климатическими факторами (гуси, в общем, гнездятся севернее уток). У диких куриных, как показал Lönnberg (1927), зимний наряд отличается, наряду с большей пуховостью и плотностью пера, наличием большего добавочного стержня. Другой исследованный нами физический признак — упругость пера — определяется, с одной стороны, толщиной бородок и диаметром лучей, а главным образом, степенью уменьшения толщины стержня по длине. В биологическом смысле этот признак характеризует, повидимому, летные качества птицы; так, у гусей упругость несколько выше, чем у уток, и значительно выше, чем у кур. Этот вывод, несомненно, требует дальнейшей проверки на других видах птицы.

Из других результатов работы отметим, что из исследованных нами морфологических элементов относительная длина опахала и соотношение пуховой части к перьевой оказались наиболее типичными, характеризующими особенности пера признаками. Это относится прежде всего к перьям различного топографического расположения. Отсутствие пуховой части у крупных маховых и рулевых перьев и значительное ее развитие у мелкого контурного пера лишний раз указывают на тесную связь морфологического строения с функциональным назначением отдельных перьев. Соотношение пуховой и перьевой части пера, наряду с относительной длиной и шириной опахала, является видовым признаком. В пределах вида эти показатели колеблются в зависимости от величины птицы; последнее обстоятельство подтверждается также данными по половому диморфизму в оперении. Хотя, как уже указывалось, учитывая функциональное значение, ожидать половой диморфизм в строении пера нет оснований, у всех исследованных видов мы обнаружили различия в величине маховых первого порядка и отчасти в форме второстепенных маховых, что подтверждает результаты Caridroit (1933). В настоящей работе мы не касаемся пуха, который, как

известно, является наиболее ценной частью перьевого наряда птицы. Это послужит материалом для особого сообщения.

Поскольку, как нами доказано, качество и ценность пера определяются его морфологическими особенностями, задачей дальнейшего исследования должно явиться установление морфологических индикаторов, которые позволили бы судить о влиянии различных моментов обработки, условий хранения и использования, что является для перо-пуховой промышленности особенно актуальным.

В предварительной форме нам кажется, что такой индикатор следует искать в изменении строения лучей и рогового слоя стержня. Однако уже установленные нами морфологические элементы, наряду с другими признаками, должны быть использованы в сортоведении и включены в установленные стандарты на перо-пуховые товары.

ЛИТЕРАТУРА

1 Васина Е. Т., О наследовании плотности оперения, Тр. Аник. генет. ст., Москва, 1926.
2 Львов, Сравнительное исследование и описание волос, щетины и игл у млекопитающих и перьев у птиц, Уч. зап. Моск. ун-та, 4, 1887.
3 Рихтер М., О расовых особенностях оперения кур, Тр. отд. Зоотехн. ин-та и опыт. агрон., 1, Ленинград, 1926.
4 Сахарова Л. Н., Генетика скорости оперения кур, Тр. Аник. генет. ст., Москва, 1926.
5 Цвейтов Д. Г., Степень закрепления пера на различных птерилиях у кур (рукопись).
6 Штрайх Г. и Светозаров Е., Константа роста и формообразование. I. Рост и развитие оперения гусей, Успехи зоотехн. наук, 1, 1935.
7 Штрайх Г. и Светозаров Е., Константа роста и формообразования. II. Рост и развитие оперения у уток, Успехи зоотехн. наук, 2, 1936.
8 Aron H., Stützgewebe und Integumente der Wirbeltiere, Handb. Biochem. d. Mensch. u. Tiere, II, 2, 1908.
9 Biedermann W., Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere, Ergebn. Biol., 3, 1928.
10 Böcker H., Die biologische Anatomie der Flugarten und ihre Phylogenie, Journ. Ornithol., 75, 1927.
11 Böcker H., Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, I, Jena, 1935.
12 Caridroit F., Dimorphisme sexuel des remiges secondaires dans la race des canards «Khaki-Campbell», C. R. Soc. Biol., Paris, 113, 1933.
13 Chandler A. C., A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance, Univ. Calif. Publ. Zool., 13, 1916.
14 Davies H., Die Entwicklung der Federn und ihre Beziehung zu anderen Integumentgebilden, Morph. Jahrb., 15, 1889.
15 Fenringer O., Untersuchungen über die Anordnungsverhältnisse der Vogelfedern, Zool. Jahrb., 33, 1912.
16 Glasewald F., Bau und Farbe der Vogelfeder, Naturforsch., 2, 1925.
17 Gragert R., Die Eigentümlichkeiten des Federkleides bei dem Haushuhn, Truthuhn, Rebhuhn, Fasan und der Taube, Inaug. Diss., Berlin, 1925.
18 Greite W., Die Strukturbildung der Vogelfeder und ihre Pigmentierung durch Melanine, Ztschr. wiss. Zool., 145, 1934.
19 Häcker V., Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik), Jena, 1918.
20 Hempel M., Die Abhängigkeit der Federstruktur von der Körperregion, untersucht an *Xantholaema rubricapilla*, Jen. Ztschr. Naturwiss., 65, 1931.
21 Hlouška J., Česka husa, Sb. vyzkumnych ustavu zemed ČSR., 119, 1934.
22 Janda V., Vergleichende Untersuchungen über den feineren Bau der Schwung-Steuer- und kleinen Deckfedern bei wilden, domestizierten und künstlichen Einflüssen ausgesetzten Vögeln, Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. u. Physiol., 46, 1929.
23 Klee R., Bau und Entwicklung der Federn, Ztschr. Naturwiss., Halle, 59, 1886.
24 Kockel, Der mikroskopische Bau der Vogelfeder und seine Bedeutung für die Kriminalistik, Vierteljahreszeitschrift f. gerichtl. Mediz., 37, 1909.
25 Ladebeck F., Die Farben einiger Hühnerrassen, Ztschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre, 30, 1922.
26 Lönnberg E., Einige Beiträge zur Kenntniss unserer Waldhühner, Journ. Ornithol., 75, 1927.
27 Mascha E., Über den Bau der Schwungfedern, Ztschr. wiss. Zool., 77, 1904.
28 Matveiev B. S., Zur Theorie der Rekapitulation, über die Evolution der Schuppen, Federn und Haare auf dem Wege embryonaler Veränderungen, Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., 55, 1932.
29 Meijere J., Über die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung, Morphol. Jahrb., 23.

30 Niermann H., Vergleichende mikroskopische Untersuchungen an Gänse und Entenfedern, Inaug. Diss., Hannover, 1921.
31 Nitsch Ch., System der Pterylographie, Halle, 1840.
32 Neunzig R., Vogelbälge und Federn, Berlin, 1931.
33 Pernitza, Bau und Entwicklung des Erstlingsgefieders, beobachtet an Hühnchen, Sitz.-Ber. Wien. Akad., 63, 1871.
34 Schroeder R., Pterographische Untersuchungen, Inaug. Diss., Halle, 1870.
35 Selenka E., On the origin of the feathers, Arch. Naturgesch., 78, 1912.
36 Streich G. u. Svetosarov E., Über die Schnelligkeit des Federwachstums, Zool. Jahrb., 57, 1937.
37 Stresemann E., Aves (Vögel), Kückenthal-Krumbach's Handb. d. Zool., Bd. 7, II Hälfte, 1927—1933.
38 Strong R. M., The development of color in the definitive feather, Contrib. Zool. Lab. Harv. Coll., № 135, 1902.
39 Strong R. M., The development of the definitive feather, Bull. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, v. XL, № 3, 1902.
40 Strong R. M., A case of abnormal plumage, Biol. Bull., 3, 1902.
41 Studer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder, Ztschr. wiss. Zool., 30, 1878.
42 Taut V., Untersuchungen am Federkleid des Haushuhns, Arb. Kreisgeflügelzuchtanst., Erding, 1930.
43 Waldeyer W., Atlas der menschlichen und tierischen Haare, sowie der ähnlichen Fasergebilde, Göttingen, 1884.

E. SVETOSAROV and G. SHTREICH. COMPARATIVE MORPHOLOGY OF THE PLUMAGE DOMESTIC FOWL

SUMMARY

1. The entire plumage of a fowl may be divided into two chief groups of feathers, differing in total length and in the width and relative length of the vane. The first group includes the primary and secondary wing feathers and the main tail feathers; the second — all the other feathers.

2. The vane of the large feathers does not have a downy part, which is well developed in the small feathers. The vane of the large feathers is considerably narrower that of the small feathers. These differences hold true for all the investigated groups of fowl.

3. The juvenile feathering is shorter and has narrower vanes, the downy portion being very slightly developed. The other plumage generations (adult, winter and summer) differ little from one another in this respect.

4. Differences between species embrace three main factors: total length of feather, ratio between the aftershaft and the main shaft portion of the vane, and width of the vane.

5. Within the limits of one order of fowl (such as geese) the length of the feathers, the relative width of the vane, and the length of the downy portion are proportional to the size of the body.

6. Sex differences in size of feathers is in all cases insignificant. In ducks and chickens sexual dimorphism is markedly expressed in the length of the primary wing feathers. Ducks of the Khaki-Campbell breed also differ in the shape of the secondary wing feathers.

7. The feathers of Rouen, Khaki-Campbell, and Indian Runner ducks are exactly alike as regards all the indices used in our investigation.

8. The aftershaft and the main portion shaft of the vane differ in the number and size of barbs and barbules; on the former the number of barbs and barbules is greater but their diameter is smaller.

9. With respect to the degree of development of the downy portion of the vane, the different plumage generations take the following order: juvenile, summer, definite, winter. As regards different breeds of fowl, the downy portion becomes increasingly smaller in this order: geese, Pekin ducks, other breeds of ducks, and, lastly, chickens.

10. Density of the vane is determined by the thickness of the barbs and, in part, by the diameter of the barbules. As regards this character, the different plu-

mage generations and the different groups of fowl fall into the same order as in the case of the development of the downy portion of the vane.

11. In different plumage generations and in different species of fowl the structure of the barbs differ both as to the thickness of the horny layer and as to the porosity of the pulp layer. With respect to these characters, goose feathers take first place.

12. Species, seasonal, and age variations in the structure of the shaft include variations in the degree to which it tapers from base to tip and variations analogous to those mentioned for barbs.

13. Due to differences in the structure of the shaft and barbs, the feathers of different groups of fowls differ in degree of elasticity.

14. Differences in regard to the thickness of the horny and pulp layers and the porosity of the latter are linked with variations in the general density of the feather in different groups of fowls, as a result of which the specific gravity of the feathers differs.

15. Goose feathers have the lowest specific gravity; chicken feathers the highest. Duck feathers occupy an intermediate position in this regard. Pekin duck feathers being the nearest to goose feathers.

16. Pekin duck feathers stand higher, with respect to a number of characters, than the feathers of other breeds of ducks, and show a greater resemblance to goose feathers.

17. The juvenile feathering of all species of water-fowl is similar in structure, and in technological qualities it resembles that of the chicken.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. Р. СТРИГАНОВА

ОБ ИЗМЕНЕНИИ АКТИВНОСТИ КАТЕПСИНА ПРИ НОРМАЛЬНОЙ И ПАТОЛОГИЧЕСКОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ У АКСОЛОТЛЕЙ

(Представлено академиком **И. И. Шмальгаузеном)**

Согласно современным литературным данным о протеолизе эмбриональной, регенерирующей и опухолевой тканей, можно сказать, что все быстро растущие ткани характеризуются теми или иными изменениями распространения и активности протеолитических ферментов, осуществляющих белковый обмен тканей.

Так, эмбриональная ткань, по данным Кребса (1931), Боргера и Петерса (1933) и др., характеризуется гораздо более низкими показателями протеолиза, чем ткани взрослого организма. Согласно данным Мистковского (1936), активность катепсина куриного эмбриона очень низка и не обнаруживает больших изменений в течение всего периода эмбрионального развития. Наоборот, катепсин желточного мешка гораздо более активен (в 15—20 раз) по сравнению с самим эмбрионом. Данные Гольдштейна и сотрудников (1938) указывают также на значительное содержание катепсина в желточном мешке в течение всего периода развития зародыша. Такие же результаты получены ими и в отношении плаценты кролика. Наблюдаемое сходство в количествах и активности катепсина в тканях желточного мешка и плаценты, по мнению авторов, указывает на значительную и притом аналогичную роль этих двух органов в процессе белкового обмена эмбриона.

В тканях регенерирующего органа амфибий, по данным Ореховича (1935, 1936), наблюдается значительное повышение активности тканевых протеаз, которое, по мнению авторов, находится в связи со специфическими процессами дифференцировки тканей регенерирующего органа.

Согласно нашим данным, при заживлении кожных ран у крыс также наблюдается ясное повышение активности катепсина в регенерирующей коже и особенно в грануляционной ткани в период усиленного роста и дифференцировки клеточных элементов.

Далее, на основании данных ряда современных исследователей о протеолизе в тканях злокачественных образований, можно отметить, что с переходом на злокачественный тип роста в тканях наблюдается, по сравнению с тканями, из которых опухоль исходит, повышение активности катепсина и пептидаз [5, 6, 13, 14]. Однако это повышение не выходит за пределы величин, характеризующих интенсивность протеолиза здоровых органов нормального животного. С возрастом опухоли обнаруживается ясное снижение активности протеаз [14] и неравномерное распространение их в различных элементах новообразования [7, 13]: в некротизированных участках катепсин отсутствует полностью, содержание пептидаз также резко сокращается по сравнению с растущей частью опухоли [5, 7, 13]. При этом обнаружено, что в данном случае происходит не торможение деятельности ферментов, а действительное их исчезновение, повидимому, вследствие разрушения с наступлением специфических процессов, обусловливающих наступающий некротический распад [7].

Далее ряд данных упомянутых авторов указывает на то, что содержание и активность катепсина во внутренних органах (печень, селезенка, почки) опу-

холевых животных оказываются гораздо выше, чем у нормальных животных [6, 7, 13]. Следовательно, наступающие при опухолевом росте специфические процессы вызывают не только изменения в состоянии протеаз опухолевой ткани, но и внутренних органов, особенно селезенки и печени опухолевого животного. Эту реакцию со стороны протеолитической системы внутренних органов авторы считают наиболее характерной особенностью белкового обмена при злокачественных образованиях[7].

Возникает вопрос, имеет ли место аналогичная реакция со стороны тканей отдаленных органов при регенерации у животных?

Проведенное в нашей лаборатории Д. Е. Рывкиной исследование углеводного обмена отдаленных органов при заживлении ран у крыс обнаружило ясные сдвиги гликолиза и дыхания в печени, селезенке и мышцах диафрагмы на определенных стадиях заживления ран[10].

Задачей настоящего исследования является вопрос о состоянии тканевых протеаз в тканях, отдаленных от места регенерации органов.

Для выяснения этого вопроса нами было проведено сравнительное изучение активности катепсина в печени и неповрежденной конечности аксолотлей при нормальной и патологической регенерации.

Помимо этого, поскольку вышеприведенные данные о повышении активности тканевых протеаз в регенерирующем органе указывают на связь этого повышения со специфическими процессами дифференцировки тканей [11, 3], нам представлялось интересным провести также сравнительное изучение активности катепсина в тканях нормально регенерирующего органа и экспериментально вызванного патологического регенерата, представляющего собой в отличие от нормального регенерата резкое атипическое разрастание, характеризуемое бурным патологическим ростом с анархическими процессами дифференцировки различных тканей в нем[12].

Материал и метод

Патологическая регенерация у аксолотлей была получена по методу Шакселя, путем имплантации раздробленного эмбриона аксолотля (в стадии гаструла—нейрула) на место экзартикулированной конечности взрослого аксолотля [12]. С патологической регенерацией были поставлены две серии.



Фиг. 1. Рисунок $4^1/_2$-месячного разрастания на месте экзартикулированной левой задней конечности аксолотля серии *А*



Фиг. 2. Рисунок 5-месячного разрастания на месте экзартикулированной левой задней конечности аксолотля серии *А*

С е р и я *А*. 4 июля 1936 г. у 80 аксолотлей в возрасте 5 мес. под эфирным наркозом экзартикулирована левая задняя конечность и на место ее имплантирован раздробленный эмбрион аксолотля.

В первые дни после произведенной операции 8 аксолотлей погибли, остальные выжили и при индивидуальном содержании находились под постоянным наблюдением.

Через три месяца из 72 подопытных аксолотлей этой серии 25 штук имели значительные патологические разрастания в виде опухоли с некротическими участками у отдельных особей; 12 штук имели резко атипическую конечность (непропорциональность размеров костей, извращения формы конечности, уродливая кисть и т. д.); у 6 аксолотлей регенерация отсутствовала, у остальных 29 — регенерировала почти нормальная конечность.

В опытах по исследованию катепсина была использована лишь первая группа из этой серии, спустя 4 мес. после операции.

Для иллюстрации приводим фигуры разрастаний у аксолотлей этой группы (фиг. 1 и 2).

Серия *Б*. 13 сентября 1936 г. у 70 аксолотлей в возрасте 5 мес. была произведена та же операция, что и в серии *А*.

Все аксолотли с патологическими регенератами этой серии были использованы для опытов по исследованию катепсина на ранних стадиях регенерации.

Одновременно с серией *Б* были поставлены две серии с нормальной регенерацией.

Серия *В*. 13 ноября 1936 г. у 40 аксолотлей в возрасте 5 мес. экзартикулирована левая задняя конечность.

Серия *Г*. 9 ноября у 20 аксолотлей в возрасте 6 мес. ампутирована $^1/_3$ хвоста.

Исследование активности катепсина производилось методом приготовления кислых глицериновых вытяжек из исследуемых тканей и определения карбоксильных групп титрованием по Вильштеттер-Вальдшмидт-Лейтцу спиртовым раствором KOH. Субстратом служила 8% желатина. Опыты проводились при оптимальных для катепсина условиях pH = 4.3 в течение 24 часов при 37°.*

Для приготовления вытяжки использовались сразу несколько аксолотлей — от 20 до 30 в зависимости от величины (стадии) регенерата.

Как правило, опыты производились одновременно с тканями нормального аксолотля и аксолотлей с нормальной и патологической регенерацией на одной и той же стадии, так что обнаруживаемая разница активности вытяжек, экстрагируемых из различных тканей, была получена при совершенно идентичных условиях постановки опыта.

Исследовались ткани регенератов, неповрежденной конечности у тех же животных и печень. У нормальных животных того же возраста исследованию подвергались конечность и печень.

Исследование при нормальной и патологической регенерации проведено на следующих стадиях: а) стадия образования регенерационной почки; б) стадия внешней дифференцировки; в) стадия интенсивного роста и г) период полного восстановления органа, когда молодая, вновь регенерированная конечность не отличалась от старой соседней конечности.

Понятно, что стадии регенерации могли быть установлены только на аксолотлях с нормальной регенерацией, исследования же при патологической регенерации производились в соответствующем для данной стадии возрасте регенерата.

Для приготовления вытяжки из тканей аксолотлей с патологической регенерацией тщательно подбирались особи с одинаковыми по общему виду, величине и форме регенератами.

Полученные данные

Проведенные в виде контроля опыты по изучению активности катепсина в неповрежденных тканях конечности, хвоста и печени нормальных аксолотлей показали (табл. 1), что активность вытяжек из тканей: нормальной конечности

* Подробное описание методики приведено в предыдущей работе [3].

Таблица 1

Активность катепсина вытяжки из тканей нормальных аксолотлей, выраженная в см³ 0.05 N раствора KOH, пошедшего на титрование 1 см³ перевариваемой смеси (в смеси прибавка кислотности за счет свободных COOH-групп, возникших в результате расщепления желатины испытуемой вытяжкой)

Дата	Возраст аксолотлей (в мес.)	Количество аксолотлей	Активность катепсина-вытяжки, экстрагир. из тканей норм. аксолот.		
			хвоста	конечности	печени
3 X 1936 г.	6	10	0.16	—	—
9 X 1936 »	6	20	0.17	—	—
21 X 1936 »	7	5	—	—	0.66
27 X 1936 »	7	5	—	0.18	0.95
2 XI 1936 »	7	5	—	0.23	0.96
25 XI 1936 »	8	5	—	0.28	1.07
1 XII 1936 »	8—9	3	—	0.23	0.95
3 XII 1936 »	8—9	3	—	0.25	1.05
8 XII 1936 »	8	3	—	0.18	0.73
9 XII 1936 »	8	3	—	0.23	0.74
19 XII 1936 »	10	3	—	0 17	1.04
20 XII 1936 »	10	3	—	0.18	0.73
9 II 1937 »	5	4	—	0.18	0.75
26 II 1937 »	5	4	—	0.20	0.77
Среднее				0.21	0.86

колеблется в пределах от 0.17 до 0.25, средняя величина — 0.21; хвоста — 0.16—0.17 и печени — от 0.66 до 1.07, средняя величина 0.86. Полученные нами цифры почти полностью согласуются с данными других авторов, изучавших активность катепсина в различных тканях здорового организма.

Изучение активности катепсина при нормальной и патологической регенерации на различных стадиях дало нам следующие результаты (табл. 2).

1. Стадия образования регенерационной почки (на 20-й день после экзартикуляции). Регенерат аксолотлей серии *В* (нормальная регенерация) был представлен в виде нормальной регенерационной почки высотой в 2—3 мм. Одновременно у аксолотлей серии *Б* (патологическая регенерация) регенерат представлял собой атипическое, по сравнению с нормальной регенерационной почкой, разрастание высотой в 4—5 мм.

Активность катепсина в тканях на данной стадии регенерации, как показывает табл. 2, оказалась ясно повышенной по сравнению с нормой не только в тканях регенератов аксолотлей серии *Б* и *В*, но и в тканях неповрежденных конечностей этих же аксолотлей. Некоторое повышение активности катепсина наблюдалось и в печени этих же животных.

2. На 43-й день после операции у аксолотлей серии *В* регенерат — в стадии начала внешней дифференцировки.

В это время регенерат аксолотлей серии *Б* резко атипичен по сравнению с нормальным регенератом: значительно толще, короче, кисти уродливы, часто отсутствуют совсем, и регенерат представляет собой патологическое разрастание.

На этой стадии активность катепсина в тканях регенерата и неповрежденной конечности аксолотлей серии *В* обнаруживает по сравнению с предыдущей стадией некоторое понижение, однако еще не доходящее до нормы; у аксолотлей же серии *Б* это снижение выражено более резко.

Активность катепсина в печени аксолотлей обеих серий ясно возрастает по сравнению с печенью нормальных аксолотлей.

3. Через 2 мес. после операции регенерат у аксолотлей серии *В* представляет собой уже сформированный молодой орган, но еще интенсивно растущий.

Таблица 2

Активность катепсина вытяжек из регенерирующей ткани и неповрежденных органов (конечности и печени) при нормальной и патологической регенерации у аксолотлей, выраженная в $см^3$ 0.05 N раствора KOH, пошедшего на титрование 1 $см^3$ перевариваемой смеси

Дата	Возраст аксолотлей (в мес.)	Возраст регенерата	Нормальная регенерация							Патологическая регенерация					
			Стадия регенерации	Серия	Количество аксолотлей	Активность катепсина вытяжки, экстрагируемой из тканей				Характеристика регенерата	Серия	Количество аксолотлей	Активность катепсина вытяжки, экстрагир. из тканей		
						регенерата хвоста	регенерата конечности	неповрежд. конечности	печени				регенерата	неповрежд. конечности	печени
2 XI 1936г.	6	20 дн.	Регенер. почка 2—3 мм	*В*	20	—	0.31	0.36	1.17	Атипич. разраст. 4—5 мм	*Б*	20	0.37	0.34	1.31
25 XI 1936 »	6—7	43 „	Начало внешн. диффер.	*В*	15	—	0.26	0.28	1.57	Патолог. разраст. (см. текст)	*Б*	15	0.22	0.18	1.36
13 XII 1936 »	7—8	2 мес.	Стадия интенс. роста	*В*	7	—	0.07	0.18	1.43	—	*Б*	7	0.12	0.09	1.72
14 XII 1936 »	7—8	2 мес. 5 дн.	То же	*Г*	6	0.04	—	0.12	1.27	—	—	—	—	—	—
19 XII 1936 »	7—8	2 „ 5 „	„	*В*	6	—	0.08	0.19	1.31	Патолог. разраст.	*Б*	6	0.09	0.09	1.45
20 X 1936 »	8	3 „ 15 „	—	—	—	—	—	—	—	То же	*А*	4	0.11	0.04	1.42
21 X 1936 »	8	3 „ 15 „	—	—	—	—	—	—	—	„	*А*	4	0.18	0.11	1.91
19 II 1937г.	9	4 мес.	Полное восстан. орган.	*В*	5	—	0.16	0.17	0.96	—	—	—	—	—	—
7 II 1937 »	9	4 „	То же	*Г*	5	0.19	—	0.18	0.92	—	—	—	—	—	—
26 II 1937 »	9	4.5 „	—	—	—	—	—	—	—	Патолог. разраст.	*Б*	4	0.08	0.11	1.56
1 XII 1936г.	9—10	5 „	—	—	—	—	—	—	—	Патолог. разраст. в виде опухоли	*А*	2	0.12	0.05	2.05
3 XII 1936 »	9—10	5 „	—	—	—	—	—	—	—	То же	*А*	2	0.20	0.16	1.53
8 XII 1936 »	9—10	5 „	—	—	—	—	—	—	—	Разраст. резко некротизир.	*А*	2	0.01	0.06	1.52

К этому времени у аксолотлей серии *Б* вышеописанное патологическое разрастание ясно увеличивается и в большинстве случаев по объему значительно превосходит нормальный регенерат.

Данные по определению активности катепсина в исследованных тканях на этой стадии показывают, что при нормальной регенерации имеет место резкое снижение активности катепсина в тканях регенерата (примерно в 3 раза по сравнению с нормальной тканью), тогда как в тканях неповрежденной конечности активность катепсина устанавливается на уровне, характеризующем нормальные ткани. В печени активность катепсина еще ясно повышена, но имеется уже определенная тенденция к понижению. При патологической регенерации в тканях регенерата-разрастания также наблюдается резкое снижение активности катепсина, однако оно оказывается не локальным, а обнаруживается в такой же мере и в тканях неповрежденной конечности. Активность катепсина в печени в это время продолжает еще больше увеличиваться.

Следовательно, полученные нами на этой стадии данные показывают, что активность катепсина в вытяжках из тканей нормально регенерирующей конечности в стадии, когда конечность уже сформирована, но продолжается еще интенсивный рост ее, резко снижается по сравнению с нормой, тогда как активность катепсина в тканях неповрежденной конечности в это время колеблется в пределах нормального уровня, а в печени наблюдается еще некоторое повышение по сравнению с нормой. В отличие от этого у аксолотлей с патологической регенерацией наблюдается ясное снижение активности катепсина не только в регенерате, но в такой же степени и в неповрежденной конечности. В печени же активность катепсина продолжает нарастать.

4. Спустя 4 мес. после операции, у аксолотлей серии *В* вновь регенерируемая конечность полностью восстановлена и почти не отличалась от старой неповрежденной конечности.

В этот период активность катепсина во всех исследуемых нами тканях у аксолотлей серии *В* и *Г* колебалась в пределах нормы.

Полученные данные по исследованию активности катепсина в тканях аксолотлей с 4—5-месячными патологическими регенератами (серия *А*) показали, что активность катепсина остается на гораздо более низком, чем установленная норма, уровне, с значительными колебаниями между отдельными опытами.

Аналогичные колебания наблюдались и в тканях неповрежденной конечности тех же аксолотлей, причем можно отметить, что у аксолотлей с особенно большими по величине, некротизированными в отдельных участках, разрастаниями катепсин почти полностью отсутствовал (опыт от 8 декабря, серия *А*) или активность его была очень низка (опыт от 26 февраля, серия *Б*).

Активность катепсина в печени этих аксолотлей была в 2 раза выше по сравнению с нормой.

Согласно полученным нами данным на этих же животных, следует отметить, что в печени аксолотлей с патологическим разрастанием вместе с увеличением активности катепсина наблюдается также ясное уменьшение коэффициента веса печени,* которое с возрастом разрастания выступает все более отчетливо.

Приведенные в табл. 3 наши предварительные данные об изменении коэффициента веса печени при нормальной и патологической регенерации показывают, что у нормальных животных этот коэффициент колеблется в пределах 0.036—0.043, в среднем — 0.039. При патологической регенерации он снижается до 0.021. Сходные данные, выраженные лишь в меньшей степени (0.028), были получены и при нормальной регенерации. К моменту окончания процесса регенерации коэффициент возвращался к норме.

При изучении печени на срезах под микроскопом было обнаружено, что клетки печени аксолотлей с патологической регенерацией меньше по размерам, гораздо более компактны, в противовес прозрачной протоплазме клеток печени

* Коэффициент выражает отношение веса печени к весу животного.

Таблица 3

Коэффициент веса печени при нормальной и патологической регенерации у аксолотлей. У нормальных аксолотлей (18 шт.) предельные колебания коэффициента 0.036—0.043; среднее — 0.039

Возраст регенератов	Нормальная регенерация			Патологическая регенерация		
	Количество аксолотлей	Предельные колебания коэффиц.	Средний коэффициент	Количество аксолотлей	Предельные колебания коэффиц.	Средний коэффициент
2 мес. (стадия интенсивного роста при норм. регенерации)	7	0.027—0.030	0.028	7	0.024—0.030	0.028
То же	6	0.025—0.031	0.028	6	0.020—0.030	0.027
2 мес. 5 дн.	6	0.026—0.035	0.031	—	—	—
3.5 мес.	5	0.029—0.035	0.033	—	—	—
4 мес.	6	0.031—0.039	0.036	4	0.024—0.030	0.026
5 »	—	—	—	6	0.017—0.025	0.023
5 мес. 10 дн.	—	—	—	5	0.016—0.027	0.021

нормальных животных, пигмент встречается гораздо более часто, чем на срезах нормальной печени, и представлен в виде более грубых компактных глыбок.

Проведенное нами определение сухого остатка, согласно нашим предварительным данным, не обнаружило в печени аксолотлей с патологической регенерацией уменьшения содержания воды, процент сухого остатка оказался даже несколько большим по сравнению с печенью нормальных аксолотлей. Чем обусловливаются эти изменения в печени, на основании наших данных, мы не можем пока объяснить; мы можем лишь заключить, что процесс регенерации у аксолотлей вызывает значительные изменения со стороны печени.

Таким образом, на основании полученных нами данных, мы можем отметить, что активность катепсина в тканях регенерирующего органа аксолотлей значительно повышается во время стадии дифференцировки тканей нового органа, что вполне согласуется с аналогичными данными Ореховича, Бромлей и Кузьминой [9] и нашими данными, полученными на крысах при заживлении ран[3]. При этом повышение активности катепсина в период формирования органа при регенерации наблюдается не только в тканях регенерирующего органа, но и в отдаленных от места регенерации неповрежденных органах того же животного. Эти данные указывают, во-первых, на то, что повышение активности катепсина при регенерации находится в связи со специфическими процессами дифференцировки, и, во-вторых, что регенерация органа у аксолотлей на определенных стадиях сопровождается ясной реакцией со стороны протеолитической системы всего организма.

В последующие стадии регенерации, а именно в стадии, когда молодой орган уже сформирован, но продолжается еще интенсивный рост его, активность катепсина в тканях органа снижается не только до уровня величин, характеризующих нормальные ткани, но падает гораздо ниже этого уровня. Это снижение активности катепсина наблюдается только в тканях регенерирующего органа и не распространяется на другие ткани; активность катепсина в неповрежденной конечности и печени колеблется в пределах нормального уровня.

Является ли это снижение активности катепсина в тканях молодого органа следствием каких-либо изменений в условиях деятельности фермента в тканях регенерирующего органа (например, накопление тормозящих его деятельность веществ). или это есть следствие каких-нибудь качественных или количественных изменений фермента в результате интенсивно идущих синтетических процессов, — на основании наших данных, мы не можем ответить на этот вопрос. Это является

задачей наших дальнейших исследований. Следует только упомянуть что аналогичные данные получены и при эмбриональном развитии. По данным Ореховича[11], в печени 13—14-дневного эмбриона кур и голубей (когда печень уже дифференцирована, но находится еще в стадии интенсивного роста) наблюдается ясное снижение активности катепсина по сравнению с печенью взрослых птиц.

Далее при сопоставлении полученных нами данных об активности катепсина в тканях при нормальной регенерации с таковыми же у животных при патологической регенерации, на основании наших данных, можно отметить, что в начале нормальной и патологической регенерации в стадии образования регенерационной почки мы не имеем каких-либо различий. Как в нормально развивающемся регенерате, так и в патологическом, наблюдается ясное повышение активности катепсина, выраженное почти в одних и тех же величинах.

С наступлением стадии дифференцировки органа, когда при нормальной регенерации формируется молодая конечность, в то время как при патологической идет бурный рост атипического разрастания с анархическими процессами дифференцировки всех видов тканей организма[12], выступают различия в изменениях активности катепсина при нормальной и патологической регенерации. В первом случае активность катепсина в исследуемых тканях, как описано выше, обнаруживая ряд закономерных изменений на различных стадиях регенерации затем возвращается к норме, при патологической же регенерации раз наступившее после первоначального повышения снижение активности катепсина как в тканях регенерата, так и в отличие от нормальной регенерации, и в тканях неповрежденной конечности, с возрастом разрастания идет дальше и затем устанавливается на уровне минимальных величин, колеблющихся в зависимости от величины разрастания и наличия некротических участков в нем. С усилением некроза тканей регенерата катепсин в них не обнаруживается почти совсем. Одновременно с этим в печени наблюдается резкое повышение активности катепсина, сопровождаемое уменьшением коэффициента веса печени и некоторыми гистологическими изменениями почечной ткани (уменьшение размеров клеток печени, увеличение пигмента).

Изложенное позволяет отметить, что полученные нами данные об активности катепсина при патологической регенерации как в разрастании, так и в печени обнаруживают почти полное сходство с аналогичными данными, полученными рядом исследователей у опухолевых животных, которые нами приведены вначале[6, 7, 13, 14].

Полученные при нормальной регенерации данные обнаруживают аналогичное сходство с опухолями лишь в первоначальной стадии развития этих процессов.

На основании полученных данных можно сделать следующие выводы.

1. Активность катепсина тканей регенерирующего органа у аксолотлей на различных стадиях регенерации изменяется, обнаруживая ясное повышение в стадии дифференцировки тканей нового органа и значительное снижение по сравнению с нормальными тканями в период интенсивного роста сформированного органа.

2. Наблюдаемое в стадии дифференцировки повышение активности катепсина тканей регенерата сопровождается аналогичным повышением и в тканях органов, отдаленных от места регенерации (неповрежденная конечность, печень). В период же интенсивного роста нового органа активность катепсина в отдаленных тканях не обнаруживает заметных изменений.

3. При патологической регенерации в первоначальной стадии наблюдается также повышение активности катепсина как в тканях регенерата, так и в неповрежденной конечности и печени. С возрастом разрастания активность катепсина тканей разрастания и неповрежденной конечности резко снижается, в печени же, наоборот, значительно возрастает по сравнению с нормой.

4. Полученные данные об активности катепсина при патологической регенерации обнаруживают почти полное сходство с аналогичными данными других авторов у опухолевых животных. При нормальной регенерации это сходство имеет место лишь в первоначальной стадии развития этих процессов.

ЛИТЕРАТУРА

1 Гольдштейн Б., Биохимия тканевых протеиназ, 1938, изд-во АН УССР, Киев.
2 Рывкина Д. Е., Об изменении обмена отдаленных органов при регенерации у млекопитающих (в печати).
3 Стриганова А. Р., О протеолизе при заживлении ран у млекопитающих. Печатается в Арх. патол. анат. и физиол. за 1939 г.
4 Шаксель Ю. Ю., Патологическая регенерация у амфибий (в печати).
5 Borger G. und Peters T., Die Enzyme des Extraktes aus Hühnerembryonen, Ztschr. physiol. Chem., 214, 1933.
6 Krebs H., Über die Proteolyse der Tumoren, Bioch. Ztschr., 238, 1931.
7 Maschmann E. und Helmert E., Über Kathepsin und Peptidasen in carcinomatösen und sarkomatösen Tieren, Ztschr. physiol. Chem., 216, 1933.
8 Maschmann E. und Helmert E., Über die Proteolyse in Organ- und Krebszellen, Ztschr. physiol. Chem., 218, 1933.
9 Mystkowski E., Cathepsin in the chick embryo, Biochem. Journ., 30, 1936.
10 Orechovitsch W. N., Bromly N. u. Kusmina N., Über die Proteolyse in den regenerierenden Geweben, III, Mitt., Biochem. Ztschr., 277, 1935.
11 Orechovitsch W. N., Die Veränderung der Aktivität der Dipeptidasen in den regenerierenden Geweben von Amphibien, Biochem. Ztschr., 286, 1936.
12 Orechowitsch W. N., Über die Aktivität des Kathepsins und der Dipeptidasen in den Geweben der regenerierenden und sich normal entwickelnden Leber der Vögel, Bioch. Ztschr., 286, 1936.
13 Waldschmidt-Leitz E. und McDonald E., Über Enzyme in Tumoren, I, Ztschr. physiol. Chem., 219, 1933.
14 Waldschmidt-Leitz E., Über den Enzymhaushalt in krebskranken Organismen, Ztschr. Krebsforsch., 42, 1935.

A. STRIGANOVA. ON CHANGES IN CATHEPSIN ACTIVITY DURING NORMAL AND PATHOLOGICAL REGENERATION IN AXOLOTLS

SUMMARY

The task of the present investigation was to study the problem as to whether changes occur in the activity of tissue proteases in organs distant from the place of regeneration or whether these changes occur only in the tissues of the regenerating organ. With the aim of elucidating this problem a comparative study was made of the activity of cathepsin in tissues of the regenerating organ, of the liver, and of an uninjured limb in axolotls during normal and pathologically induced regeneration.

The data obtained show that cathepsin activity in tissues of the regenerating organ in axolotls changes at different stages of regeneration exhibiting a marked increase at the stage of tissue differentiation of the new organ and a considerable decrease, as compared with normal tissues, during the period of intensive growth of the new organ. The increase in cathepsin activity observed during the stage of differentiation in regenerating tissue is accompanied by an analogous increase in the tissues of organs distant from the place of regeneration (uninjured limb and liver). But during the period of intensive growth of the new organ no noticeable change in the activity of cathepsin in the distant organs is revealed. Hence the process of regeneration in axolotls is accompanied during certain stages by a reaction on the part of the proteolytic system of the entire organism.

In the case of pathological regeneration there is also observed during the initial stage an increase in the activity of cathepsin both in the regenerating tissues and in the tissues of the uninjured limb and liver. As the regrowth advances, there is a marked decrease of cathepsin activity in tissues both of the new growth and of the uninjured limb but in tissues of the liver there is, on the other hand, a considerable increase of such activity, accompanied by histological changes in the liver tissues (greater compactness of the cells, decrease in their size, considerable increase in pigment).

The data obtained on the activity of cathepsin during pathological regeneration show almost complete agreement with analogous data of other investigators of animals having tumors. In the case of normal regeneration the data agree only as regards the initial stage in the development of these processes.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

М. М. ЗЕЛЕНИН

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТИОМОЧЕВИНЫ В ГРИБНЫХ ВЫТЯЖКАХ СПЕКТРАЛЬНЫМ ПУТЕМ

(*Представлено академиком* **А. А. Рихтером**)

C. Wehmer и M. Hadders (1933) впервые обнаружили тиомочевину у *Laburnum anagyroides* из семейства *Leguminosae*. Однако никаких других указаний, касающихся тиомочевины, эти авторы не приводят.

Ивановым [1] при исследовании вопроса поглощения грибами мочевины и тиомочевины было выяснено, что тиомочевина поглощается грибами так же, как и мочевина, но только из чистого раствора. Из смеси тиомочевины с мочевиной поглощается только мочевина.

E. Nicolas и G. Nicolas [11] при изучении влияния тиомочевины и мочевины на высшие растения выяснили, что мочевина при концентрации 0.01%, а тиомочевина при концентрации 0.02% действуют, как токсические вещества, на бобы и белую горчицу. T. Nachiya и I. Nishimura (1938) — при изучении действия серусодержащих веществ на патогенные грибы установили, что мочевина не оказывает токсического действия, а тиомочевина в известных пределах такое действие обнаруживает.

Nicolas и Lebduska [10] при изучении сравнительного действия тиомочевины и мочевины на развитие и жизнеспособность бактерий установили, что мочевина действует тормозящим образом на развитие следующих бактерий: Bac. coli, Bac. paratyphi, Bac. pyocyaneus. В особенности сильно действует тиомочевина на Bac. coli.

А. А. Рихтером и А. И. Гречушниковым (1929) впервые было проведено выделение токсинов ржавчины и изучено их действие на ткани высшего растения. В пораженных ржавчиной растениях Гречушниковым наряду с аммиаком обнаружена также мочевина и изучено ее влияние на фотосинтез, дыхание, транспирацию и проницаемость растения. К. Т. Сухоруковым (1938) и К. Е. Овчаровым (1937) было предположено, что наряду с образованием мочевины и аммиака должно итти параллельно также образование и тиомочевины. Опыты К. Е. Овчарова показали, что при введении тиомочевины в клетку растения теряется тургор, изменяется энергия фотосинтеза и т. д. К. Т. Сухоруковым и К. Е. Овчаровым высказана, кроме того, мысль о том, что накопление токсинов в питательной среде должно неизбежно вызывать депрессию в развитии, например, ржавчины. Работы, которые были перечислены выше [9, 10, 11], служат подтверждением этой мысли.

В своих исследованиях по изучению роли тиомочевины в физиологических процессах растений Лаборатория иммунитета Института физиологии растений Академии Наук встретилась с трудностью отыскания метода, пригодного для анализа тиомочевины в биологических средах, и в силу этого обратилась к нам с просьбой провести анализ на тиомочевину спектральным путем. В перспективном отношении работа могла представлять интерес для анализа зараженного зерна путем обнаружения в нем тиомочевины.

Работы, имеющиеся в мировой литературе и посвященные тиомочевине, можно разбить на 2 группы. К первой группе относятся работы, в которых описы-

ваются методы определения тиомочевины [12, 14], и ко второй группе относятся работы, в которых изучались кривые поглощения света, главным образом, в связи с изучением строения тиомочевины и ее производных [5, 6, 8, 13].

К первой группе относятся всего лишь две работы. В первой из них Sato (1910) описывает чувствительный метод обнаружения тиомочевины в пределах 0.02—0.01% концентраций последней в присутствии уксусной кислоты и железосинеродистого калия по цветной реакции. Применительно к нашим условиям метод обнаруживает следующие недостатки: в присутствии мочевины этот метод дает зеленовато-голубую окраску, а в присутствии тиомочевины — синюю окраску. Так как, кроме того, в изучаемой вытяжке всегда содержится мочевины гораздо больше, чем тиомочевины, то резкого отличия голубого и синего цветов наблюдать нельзя. Метод Sato, кроме того, является только качественным. Во второй работе Reynolds'а [12] описывается лишь специальный случай того, как можно в чистом растворе тиомочевины в присутствии тиоционата аммония устранять в некоторых определенных пределах влияние этого последнего на исследование. Что касается второй группы работ, то, ввиду того что мы не ставили себе задачей изучение строения тиомочевины, из этих работ мы лишь воспользовались изучением кривых поглощения тиомочевины. Данные этих авторов совпадают с нашими предварительными данными о наличии у тиомочевины характерных абсорбционных свойств в ультрафиолетовой области и об отсутствии таковых у мочевины. В заключение отметим, что работ, относящихся к определению тиомочевины спектральным путем в интересующих нас средах, нами найдено не было.

Стоящая перед нами задача количественного определения малых содержаний тиомочевины в интересующей нас среде сильно осложнялась тем, что среда была окрашенной, мутной и содержала большое количество компонентов как входящих в среду, так и образовавшихся в ней в процессе роста грибков. В силу этого основное содержание нашей работы и сводится к выработке методики, которая, позволяя устранить или учесть существующие осложнения, дала бы возможность провести интересующие нас определения с достаточной точностью.

При выяснении приложимости методики спектрального анализа к исследуемым нами средам мы считали необходимым выяснить изменения самой среды от времени, влияние опалесценции, влияние различных разведений тиомочевины в среде, влияние пигментов и красящих веществ среды и промежуточных веществ, выделяемых грибками. После этого мы установили пределы чувствительности нашего метода при обнаружении тиомочевины в средах, подлежащих исследованию. И в заключение нами был проведен ряд определений тиомочевины в исследуемых грибных вытяжках.

Описание методики

В качестве спектрального аппарата служил универсальный спектрограф фирмы Цейсс с фотокамерой 9 × 12 для химиков.

Источником ультрафиолетового света явилась ртутно-кварцевая горелка Heraeus. Подводимая к ее электродам мощность составляла 115 вт. Длина спектра колебалась в зависимости от экспозиции, условий проявления и сорта пластинок от 5500 Å до 2210—2250 Å. Подлежащая съемке и изучению серия спектров поглощения помещалась на одной и той же пластинке. Этим самым создавались постоянные, определенные условия для всех сравниваемых в данной группе спектров как при их съемке, так и при их проявлении и дальнейшей обработке.

Определения тиомочевины в растворах производились по методу спектров сравнения. Наблюдения спектров проводились непосредственно по поглощению отдельных групп линий в спектре. Этот метод является наиболее простым и быстрым, так как он не требует никаких вспомогательных фотометрических средств, значительно усложняющих измерения.

При проверке точности юстировки спектрографа мы установили, что кривая дисперсии, данная фирмой, снята с достаточной точностью. Кроме ртутных линий, в спектре кварцевой горелки, которой мы пользовались, мы обнаружили также много других линий, которые отыскивались и сравнивались нами по таблицам Kayser'a [7].

Исследование и устранение мешающих влияний

Для подтверждения того, что закон Ламберта-Беера сохраняет свою силу в пределах 0.0001 — 0.01% концентраций тиомочевины в среде, мы брали концентрации последней, равные 0.001% и 0.01%, и сравнивали их спектры соответственно со спектрами тиомочевины при концентрации 0.0001% и 0.001%. При этом мы получали во втором случае концентрации соответственно в 10 раз слабее. Увеличивая теперь толщину слоя, во втором случае в 10 раз, мы получали и в первом и во втором случаях идентичные спектры, что и должно было служить указанием того, что различные разведения тиомочевины в среде не влияют на спектр. Эти измерения имели один недостаток, а именно — так как общая просвечиваемая толщина среды доходила до 11 см, то наблюдалось значительное поглощение и рассеяние лучей самой средой, что, в свою очередь, несколько отражалось на точности этих измерений.

Проверка аддитивности поглощения отдельных компонентов среды была проведена обычным способом, а именно — мы снимали отдельно спектры поглощения каждого компонента данной ее концентрации, а затем спектр поглощения среды со всеми компонентами при требуемых концентрациях. После этого путем непосредственного наблюдения спектров среды и ее компонентов мы получали вполне достаточную для наших измерений картину, позволяющую заключить о сохранении закона аддитивности.

При проведении исследования влияния светорассеяния необходимо указать на то, что при анализе сред из-под культур нам приходилось иметь дело с мутными средами, вследствие того, что в последней присутствовали взвешенные частицы (споры, клетки, гифы и т. д.). Фильтрация этих сред через бумажный фильтр не устраняла полностью их мутности. Кроме того, при составлении искусственной смеси для получения среды, предназначенной для съемок, наблюдалась в большей или меньшей степени опалесценция последней. В нашем случае интенсивность рассеянного света могла оказывать существенное влияние, так как поглощение ультрафиолетовых лучей тиомочевиной как-раз происходило с коротковолнового конца спектра. Так как интенсивность рассеянного света, на основании закона Рэлея, обратно пропорциональна четвертой степени длины волны, то могла наблюдаться мнимая абсорбция тех же лучей, которые поглощались тиомочевиной. Вычисления, а также тщательная фильтрация и съемка неопалесцирующих и опалесцирующих сред показали, что наблюдаемая опалесценция не оказывает сколько-нибудь заметного влияния на спектр.

Переходя к описанию исследования влияния красящих веществ на анализ тиомочевины в среде, необходимо отметить прежде всего, что красящие вещества возникали в результате стерилизации среды для грибков и образования пигментов грибами при их росте. При стерилизации среды последняя окрашивалась в соломенно-желтый цвет при температуре 105—110° и давлении, соответственно большем атмосферного. В присутствии небольших концентраций этих красящих веществ в исследуемом объекте, как показали наши съемки, поглощались те же самые области спектра, которые поглощались в присутствии самой тиомочевины. Наличие данных красящих веществ, таким образом, являлось весьма серьезным мешающим фактором в анализе тиомочевины. При выборе способа, с помощью которого можно было бы осветлить исследуемую среду, мы выбрали прежде всего хорошо известный способ осветления окрашенных сред углем.

Прежде всего мы выяснили на двух сортах угля разной степени активации способность их адсорбции тиомочевины. Мы установили, что в обоих случаях при количестве угля, большем 60 мг, на 10 см^3 раствора наблюдается адсорбция тиомочевины углем. При более активированном и, следовательно, более крупно-

пористом угле наблюдается более быстрый процесс адсорбции за то же самое время. Однако, удлиняя время адсорбции, можно достигнуть тех же результатов и при менее активированном угле, если его удельная поверхность достаточно велика. Адсорбция тиомочевины увеличивается при увеличении ее концентрации. Следовательно, чем меньшие количества тиомочевины мы будем определять, тем большие количества угля мы можем взять, в присутствии которых тиомочевина не должна адсорбироваться, и тем большие концентрации красящих веществ мы в состоянии адсорбировать на поверхности угля. Мы выяснили, что при пользовании мелкозернистым, но крупнопористым углем, можно для осветления среды вводить в нее на каждые 10 см до 60 мг угля, не поглощая при этом самой тиомочевины. Практически это допустимо для небольших концентраций красящих веществ. Самая методика осветления сред представляется в следующем виде. Берем грибную вытяжку и приготовляем одновременно с ней еще среду, на которой должен быть выращен данный грибок. Разливаем эту среду в четыре стаканчика. В два из них вводим по 0.001% тиомочевины в каждый. Затем насыпаем в вытяжку и в два стаканчика (один со средой, а другой с тиомочевиной) по 10 мг угля и одновременно фильтруем через бумажный фильтр в одно и то же время (несколько минут). Если вытяжка не сделалась светлой, то добавляем опять в те же среды по 10 мг угля и т. д., до тех пор, пока вытяжка не сделается прозрачной. После этого производим съемку всех 5 объектов. Если среда фильтрованная и н.фильтрованная, а также тиомочевина при концентрации 0.001% фильтрованная и нефильтрованная дали идентичные между собой спектры, то, следовательно, данное количество угля не способно адсорбировать при этих условиях тиомочевину. Таким путем можно исследуемую вытяжку сделать прозрачной, оставляя в ней нетронутой тиомочевину. Кроме того, мы контролируем изменение среды после фильтрации в оптическом отношении. Останавливаясь на тех преимущественных условиях для тиомочевины, в силу которых она при данном количестве угля не адсорбируется, а остается в растворе, необходимо с нашей точки зрения сделать следующие предположения: во-первых, можно допустить, что концентрация тиомочевины гораздо более высокая, чем концентрация красящих веществ, и тогда даже в случае, если адсорбируются в равной степени оба вещества, в одном случае это практически не замечается, а в другом резко заметно. Во-вторых, можно допустить наличие ионной адсорбции, зная заранее, что тиомочевина, будучи слабым электролитом, адсорбируется молекулярно, в то время как красящие вещества, представляя собой часто сильные электролиты, адсорбируются путем ионной адсорбции. Следовательно, в определенных условиях для них создается возможность избирательной адсорбции. Наконец, проследить влияние промежуточных веществ на спектр было трудно, вследствие того, что эти вещества не представляли собою прочных соединений. Поэтому мы просто допустили предположение о том, что невозможность их накопления в значительных количествах не может оказать заметного влияния на спектр.

Результаты

Тиомочевина может быть легко обнаружена простым наблюдением поглощенных линий в спектре до 0.001% концентрации.

Из помещенных ниже таблиц мы видим, что тиомочевина при концентрации ее в воде в 0.01% поглощает 17 линий, соответствующих длинам волн ртути и некоторых других элементов от 2534.75 Å до 2260.4 A. При концентрации ее в 0.001% она поглощает 6 линий в промежутке от 2260.4 Å до 2296.8 Å. Также заметно слабое почернение крайних линий в спектре при концентрации тиомочевины в 0.0001%.

При пользовании другими средами, помимо указанной в табл. 2, мы добивались увеличения количества поглощенных линий. Так, например, при замене KNO_3 в среде аспарагином, который обладал меньшей абсорбционной способностью по отношению к крайним ультрафиолетовым лучам, чем KNO_3, количество поглощенных тиомочевиной линий значительно увеличивалось.

Таблица 1

Растворитель	Концентрация тиомочевины (%)	Поглощенная группа линий	Всего поглощено линий
Вода	0.01	2534.75—2260.4	17
	0,001	2296.86—2260.4	5
	0.0001	Заметно ослаблено почернение крайних линий	—

Таблица 2

Растворитель	Концентрация тиомочевины (%)	Поглощенная группа линий	Всего поглощено линий
Среда	0.01	2534.75—2378.36	8
Глюкоза—5% . . KNO_3—0.2%	0.001	2464.07—2378.36	6
$MgSO_4$—0.05 . . . KH_2PO_4 0.1 $Fe_2(SO_4)_3$0.001%	0.0001	Значительно ослаблено почернение крайних линий	—

В зависимости от условий съемки спектров, проявления и обработки фотопластинок количество проявленных линий в некоторых небольших пределах может изменяться и не является строго постоянным.

Что касается обнаружения тиомочевины в количестве 0.0001% (табл. 1 и 2), то оно визуально затруднительно, так как наблюдаемые линии являются сильно ослабленными кварцевыми стенками самой горелки и четкой обработке они не поддаются. По этой же причине эти линии не могут быть и фотометрируемы.

Самые количественные определения тиомочевины нами проводились следующим образом: сначала мы наблюдали разницу между исследуемым спектром вытяжки и спектром сравнения, которым служил нам спектр среды, содержащейся в вытяжке. Потом мы вводили небольшие количества тиомочевины в среду и добивались постепенно полной идентичности спектров среды и исследуемой вытяжки. Так как при этом вводимые количества тиомочевины в среду нам были известны, то искомое количество тиомочевины в вытяжке мы также, при идентичности обоих спектров, устанавливали. Таким образом, для сред из-под культур нами было получено следующее содержание в них тиомочевины.

Название грибка	Обнаружено тиомочевины (%)
Verticillium dahliae	около 0.001
Fusarium	не обнаружено
Pythium	около 0.001

Выводы

1. Количественное определение тиомочевины необходимо при разработке ряда как теоретических, так и практических задач, связанных с изучением вопросов физиологии иммунитета растений. Метод пригоден также при изучении динамики накопления тиомочевины. Не исключена возможность применения его на практике в более широких размерах, например, при определении степени зараженности зерновых культур и т. д.

2. Установлена приложимость методики абсорбционного спектрального анализа на тиомочевину испытуемых сред.

3. Метод определения тиомочевины по спектрам сравнения является довольно простым и скоро выполнимым, так как эти определения ведутся непосредственно по наблюдению поглощенных групп линий и при этом значительно более сложных количественных измерений самих спектров производить не нужно.

4. При помощи линейчатого спектра, даваемого ртутно-кварцевой горелкой, в исследуемых средах удается свободно зарегистрировать на фотопластинке присутствие 0.001% тиомочевины. При содержаниях тиомочевины до 0.001% имеется возможность количественных определений последней.

5. Присутствие тиомочевины обнаружено в средах с культурами *Verticillium dahliae* и *Pythium* в количестве около 0.001%.

Работа проводилась под руководством проф. Н. Е. Успенского. Проф. К. Т. Сухорукову за консультацию по биологическим вопросам приношу благодарность.

Лаборатория лучистой энергии.
Академия Наук СССР.

Поступило
20. VII. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

1 Иванов Н. Н., Биохимич. журнал, 150, 115—122.
2 Овчаров К. Е., ДАН, XVI, № 9, 1937.
3 Рихтер А. А. и Гречушников А. И., Журн. опытн. агр. юго-востока, VII, 1929.
4 Сухоруков К. Т., Физиология иммунитета растений (докторская диссертация), 1938.
5 Burawoy A., Ber. Deutsch. chem. Ges., 63, 3155—72.
6 Castille M. A. et M-lle E. Ruppol, Bull. Soc. Chim. Biol., Louwain, 10, 623—668.
7 Kayser H., Tabelle der Hauptlinien der Linienspektra aller Elemente.
8 Macbeth Stewart a. Wright, Journ. Chem. Soc., 4, 101, 599.
9 Nachiya T. and Nishimura I., J. Pharm. Soc. Japan, 52, 89—91, 1938.
10 Nicolas et Lebduska, C. R., 186, 1767—1769.
11 Nicolas E. et Nicolas G., C. R. 180, 1286—1289.
12 Reynolds W., Journ. Chem. Soc., 83, I.
13 Rivier H. u. James Borel, Helvetica Chimica Acta, XI, 1928.
14 Sato, Bioch. Z., 45, 1910.
15 Wehrmer C. u. Hadders M., Handb. d. Pflanzenanal., 3, 190—221, 1933.

M. M. ZELENIN: QUANTITATIVE DETERMINATION OF THE THIO-UREA IN FUNGUS EXTRACTS BY THE SPECTRAL METHOD

SUMMARY

1. The quantitative analysis of thio-urea is greatly needed when working up a number of theoretical, as well as practical problems connected with the study of the physiology of plant immunity. The method is also suitable when studying the dynamics of the accumulation of thio-urea. The possibility of applying it in practice to a great extent is not excluded, for instance, when determining the degree of infection of grain crops, etc.

2. The applicability of the methods of absorptional spectral analysis of thio-urea to the mediums tested was established.

3. The method of determining thio-urea according to spectres of comparison is rather simple and rapidly accomplished, as these determinations are conducted directly after the observations of absorbed groups of lines; it is therefore unnecessary to make the much more elaborate quantitative measurements of the spectres themselves.

4. By means of a linear spectre, provided with a mercury-quartz burner, it is possible to readily register in the mediums studied, on a photoplaque, the presence of 0.001 per cent of thio-urea.

With a content of thio-urea up to 0.001 per cent, there exists the possibility of quantitative determinations of the latter.

5. The presence of thio-urea was disclosed in mediums with cultures of *Vert. dahliae* and *Pythium*, approximately, in the amount of 0.001 per cent.

In conclusion of the work carried out, I consider it a pleasant duty to express my gratitude to Prof. N. E. Uspensky for guidance and a number of valuable instructions and to Prof. K. T. Sukhorukov for consultations concerning biological questions.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. А. ИСАКОВА

О ВЛИЯНИИ БАКТЕРИЙ РИЗОСФЕРЫ НА РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком **А. Н. Бахом)**

Бактерии играют существенную роль в поднятии урожайности сельскохозяйственных растений. Их значение для жизни растений освещено в многочисленных исследованиях. Особенно большое количество работ относится к группе азотофиксаторов.

Упорному и систематическому исследованию подвергалась группа азотофиксаторов, симбиотирующих с бобовыми; не менее изучены и свободно живущие азотофиксаторы типа азотобактера.

Работами Костычева (1927) и Аббота (1926) установлено, что в некоторых местах, в особенности южной зоны, азотобактер имеет громадное распространение и обеспечивает получение высоких урожаев технических культур: табака, сахарного тростника и др.

Исследованиями Костычева (1927), Карпинской (1930), Шелоумовой (1938), Савостина (1934, 1938) установлены факты благоприятного воздействия этого организма на развитие растений, в особенности, кукурузы, табака, хлопчатника и пр.

Poschenrieder (1930) считает, что азотобактер сопутствует корневым системам почти всех растений как вошедших в культуру, так и не окультуренных. Таким образом, группа азотофиксаторов, по многочисленным исследованиям, является повсеместно распространенной. Широкой постановкой полевых опытов доказана полная возможность использования азотобактера в виде бактериального удобрения для поднятия урожайности как зерновых, так и технических культур.

В литературе имеются указания, что растение является могучим фактором, изменяющим направленность биологических процессов в почве. Исследования Starkey (1931), Ger. Gräf (1930), Красильникова (1934, 1936а, 1936б), Образцовой (1936) дают представление о количественном увеличении бактерий в корневой зоне различных растений. Значение этой сопутствующей растению микрофлоры полностью еще не выяснено, но отдельные работы указывают, что нормальное развитие растений возможно только при наличии этих организмов (Stoklasa, 1926). На значение сопутствующей растениям микрофлоры указывал Hiltner (1926) еще в 1900—1903 гг., отмечая факт повышения урожаев бобовых при одновременном заражении их ризобиа и активированными бактериями с их корней.

Исаковой [5] было установлено, что биологическая жизнь в зоне корней у различных растений протекает не однотипно. Это явление свойственно как травянистым, так и древесным растениям. Биологические процессы на корнях растений представляют собою не только количественные, но и качественные различия.

В практике сельского хозяйства широко известны случаи неблагоприятного воздействия некоторых растений на следующую за ним культуру [Bedford a. Pickering (1914). Авторы [20] пытаются объяснить вредное действие предшественника накоплением в почве токсинов. К этому типу исследований относится и работа Перитурина. Conrad (1927) в своих исследованиях по вопросу о вредном действии сорго, как предшественника, приходит к заключению, что оно связано

не с выделением токсинов, а с накоплением в почве большого количества бактерий, которые вызывают сильное азотное истощение этой почвы. К подобным исследованиям относятся и работы Ayyar (1935) и его сотрудников. Машковцев (1934) установил, что изреживание всходов риса при затоплении связано с развитием неблагоприятной микрофлоры вокруг корней, вызывающей отравление растения сероводородом. В связи с этими вопросами встает необходимость широкого изучения севооборота с точки зрения создания благоприятного биологического фона для последующей культуры. Изучение ризосферы и бактериоризы с этой стороны представляет существенный и глубокий интерес.

Особое внимание к группе азотофиксаторов вполне оправдывается тем, что, как полагают многие исследователи, она служит источником снабжения растений связанным азотом. Исследования Шелоумовой ([16]), Савостина (1938), Железнова (1937), Демиденко (1937) подводят базу для такого решения вопроса, однако работами Стоклаза[0], Исаковой (1938) и рядом других авторов установлено, что благоприятные условия для поднятия урожайности создаются не только при использовании в качестве бактериальных удобрений азотобактера и ризобиа, но и другой активизированной растением микрофлоры.

Такие растения, как сахарная свекла, пшеница, отзывчивы на бактериальные удобрения как азотобактером, так и активизированным бактериальным комплексом. Особенно большие прибавки в урожае обеспечиваются применением обработки семян смешанным комплексом азотобактера с бактериоризой этих растений. При такой обработке обеспечивается эффект даже при наличии богатых почв и внесении в почву минерального азота (Исакова).

Многие исследователи склонны отнести благоприятное воздействие азотобактера на растения исключительно за счет его азотофиксирующей способности, но в последнее время накопился значительный материал, показывающий необоснованность такого одностороннего объяснения.

Обнаружение в продуктах обмена азотобактера соединений типа ауксинов, нуклеинов и др. [26, 27] и испытание их на растительных организмах показали, что они также имеют значение для процессов развития растений.

Исследования Mockerdige (1924), Hunter (1923), Boysen-Jensen (1931), Разницыной, Исаковой [6] дают новый материал для объяснения этого явления.

С нашей точки зрения благоприятное воздействие азотобактера не может быть ограничено односторонним объяснением. Это явление, несомненно, сложного порядка и затрагивает еще полностью неисследованные, самые глубокие физиологические функции как растительного, так и бактериального организма. Если растение отбирает из почвенного комплекса определенные группы микроорганизмов, то и отобранный микробный комплекс в сильной степени меняет условия существования растения как в отношении питания, так и других физиологических функций.

В связи с этим была поставлена задача исследовать специфичность воздействия азотобактера, выделенного из бактериориз различных растений, на развитие некоторых растений. Кроме того, необходимо было подойти к изучению воздействия на растительный организм отдельных компонентов бактериоризы. Таким компонентом для настоящего исследования были избраны бактерии, разлагающие тирозин, присутствие которых было обнаружено в различных количествах на корнях всех исследованных растений. Эти бактерии характеризовались различно выраженной активностью тирозиназы.

При работе с бактеризацией семян исходили из того, что этим приемом меняется не только интенсивность прорастания посевного материала, но и сдвигается в определенном направлении весь бактериальный комплекс, сопутствующий корням растений. Этим воздействием неизбежно изменяются в сильной степени внешние и внутренние факторы развития растений, что приводит к изменению биохимических процессов в организме. Исследования над изменением активности каталазы и накоплением азота в зерне ячменя подтвердили это положение.

Бактериальным удобрениям в настоящее время уделяется большое внимание. Получение чистых удобрительных препаратов и испытание их в широкой

сети опытных учреждений проводится в большом масштабе. Накоплен обильный материал, говорящий об эффективности применения азотогена под небобовые культуры. Однако не все опыты приводят к положительным результатам, часто наблюдается и отсутствие эффекта от внесения азотобактера. Это явление, повидимому, связано с тем, что не смогли дать растению тот вид азотобактера, который ему был бы наиболее благоприятен.

Рядом опытных учреждений отмечено, что азотобактер в торфяном субстрате, применяемом как бактериальное удобрение, более эффективен, чем азотобактер на силикагеле. Для практиков остается неясным, почему торфяной препарат, содержащий в себе меньше клеток азотобактера, действует лучше силикагелевого препарата, который имеет значительно больше клеток азотобактера.

Решение этого вопроса чрезвычайно важно, так как приготовление торфяного препарата связано с транспортом большого количества балласта. В этом случае опытники-исследователи совершенно забывают, что с торфом они вносят не только азотобактер, но и большие количества сопутствующей микрофлоры, зачастую превышающие количество находящегося в торфе азотобактера.

Работами Института физиологии растений АН СССР установлено, что даже нерасчлененный микробный комплекс бактериориз способен значительно повышать урожайность растений: пшеницы, свеклы, ячменя, конопли и пр. Работами Института микробиологии АН установлено, что повышения урожайности можно добиться обработкой семян миколитическими и другими бактериями, ничего общего не имеющими с азотобактером.

Далее, практиков интересует вопрос о действующем начале при удобрении растений азотобактером. Большинство исследователей относит эффективность воздействия азотобактера на растения за счет его азотофиксирующей способности, однако с этой точки зрения очень трудно объяснить повышение урожайности растений при внесении в почву азотобактера в количестве 3 млрд. клеток на 1 га, в то время как содержание спонтанной культуры азотобактера в почве составляет не менее 100 тыс. на 1 г почвы. Повидимому, объяснение благоприятного действия азотобактера на растение одной азотфиксирующей способностью недостаточно.

С нашей точки зрения действие азотобактера, так же как и других бактерий, на растение заключается в сдвиге ферментной активности семян, который дают бактерии при их предпосевной обработке. Наблюдения над энергией прорастания семян, над изменением биохимических процессов в урожае, полученном из обработанных бактериями семян, показывают, что изменения, вызванные обработкой бактериями семенного материала, не проходят бесследно, а сохраняются даже в полученном урожае. Исследование этих изменений в будущем поможет составить истинное представление о тех взаимных воздействиях, которые протекают как в растении, так и в бактериальной клетке благодаря тесному сожительству.

В предыдущих работах мы наблюдали специфичность в отборе корнями растений микроорганизмов из почвенного комплекса. Это позволило нам в дальнейшем детализировать изучение бактериоризы путем выделения из нее отдельных групп микроорганизмов.

Для исследования были взяты две группы бактерий—азотобактер и разлагающие тирозин бактерии. Обе группы обладают определенно выраженными культуральными и биохимическими различиями.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Исследованиями 1936—1937 гг. (Исакова, 1938) установлено, что корневые системы различных растений отбирают из почвенной микрофлоры группы микроорганизмов, качественно отличающиеся друг от друга.

Установлен был также факт повышения урожайности различных растений под влиянием этих отобранных корнями растений комплексов микроорганизмов. Влияние бактериориз при обработке семенного материала сказывалось с пер-

вых моментов прорастания семян до получения конечных результатов, т. е. до урожая.

Выделенные с корней различных растений формы азотобактера оказывали неодинаковое влияние на энергию прорастания различных растений, например, ячменя, льна, конопли, люпина.

Проращивание проводилось в кюветах. Семена люпина и ячменя раскладывались на стеклянных палочках, а конопли и льна — на фильтровальной бумаге. Набухание семян в контроле протекало в водопроводной, нестерилизованной воде, в опытных вариантах к воде прибавлялся 1 см^3 взвеси азотобактера — трехдневная агаровая культура. Проращивание велось при 28° С в термостате. Для опыта бралось 500 семян, и из них вычислялся процент прорастания семян через 2 суток. Опыт ставился в двух повторностях. Исключение составляет опыт с ячменем, где взят средний процент из трех повторений по 100 семян в каждом.

Для исследования взято 10 форм азотобактера, выделенных с корней различных растений.

A_1 — азотобактер выделен с корней конопли; A_2—с корней ячменя; A_3 — с корней льна; A_4 — с сои, складчатая сильно пигментирующая форма; A_5 — также с сои, слизистая не пигментирующая форма; A_6—с корней конского боба; A_7 — с нута; A_8 — с чины; A_9 — с люпина и A_{10} — с фасоли.

В табл. 1 сведены результаты опыта для различных растений.

Таблица 1

Энергия прорастания семян при воздействии различных форм азотобактера

Схема опыта	Ячмень Винер		Лен-долгунец М-9		Люпин синий		Конопля Новгород. Сев. № 43	
	Колич. пророс. семян	%	Колич. пророс. семян	%	Колич. пророс. семян	%	Колич. пророс. семян	%
Контроль	—	26	65	13	77	15.4	215	43
A_1 — с конопли	—	65	208	41.6	93	18.6	168	33.6
A_2 — с ячменя	—	59.3	143	28.6	98	19.6	50	10.0
A_3 — со льна	—	54.9	82	16.4	36	7.2	77	15.4
A_4 — с сои пигментированной	—	62.4	246	49.2	96	19.2	56	11.2
A_5 — с сои непигментированной	—	61.1	205	41.0	116	23.2	82	16.4
A_6 — с конского боба	—	51.0	84	16.8	94	18.8	181	36.2
A_7 — с нута	—	58.0	134	26.8	—	—	209	41.8
A_8 — с чины	—	53.0	85	17.0	143	28.6	105	21.0
A_9 — с люпина	—	—	80	16.0	154	30.8	147	29.4
A_{10} — с фасоли	—	—	130	26.0	140	28.0	334	66.8

Полученные цифры показывают, что семена различных растений неодинаково реагируют на произведенное воздействие. Некоторые из них, например семена ячменя, льна и люпина, реагируют положительно; другие, например конопля, дают почти по всем вариантам отрицательные результаты. Такое различие в реакции, повидимому, находится в зависимости от природы самого семенного материала. Эти же результаты показывают, что семена взятых культур неодинаково реагируют на испытанные формы азотобактера; например, у ячменя, который вообще дал высокие показатели энергии прорастания по всем формам азотобактера, лучшие результаты дали формы азотобактера с конопли, ячменя, сои. Эти же формы оказались эффективными и для семян льна. Формы азотобактера с корней льна, конского боба, чины и люпина почти не повысили энергии прорастания семян льна в сравнении с контролем (т. е. при обработке семян водопроводной водой без добавления бактерий).

Семена конопли и люпина дали резко отличные результаты в сравнении с предыдущими культурами. Конопля по всем вариантам дала снижение энергии прорастания, за исключением A_{10} — азотобактера с фасоли, причем наибольшее снижение соответствовало формам азотобактера с ячменя, льна, сои. Азотобактер с конопли, конского боба и нута дали показатели, мало отличные от контроля. У люпина значительное повышение энергии прорастания соответствовало формам азотобактера с чины, люпина и фасоли, по остальным вариантам результаты почти не превышают контроля.

Существенно отметить, что азотобактер, выделенный с корней льна, дал для всех культур значительное снижение энергии прорастания. Исключение составляет ячмень.

Эти результаты дают право сделать заключение, что азотобактер, выделенный с корней различных растений, обладает различной активностью при воздействии на семена.

Такая избирательная способность азотобактера может быть объяснена или накоплением неодинаковых по своему качеству продуктов обмена у этих форм, или же неодинаковой отзывчивостью на них исследованных семян.

На основании этих предварительных результатов было решено провести испытания воздействия форм азотобактера, выделенных из бактериориз ячменя, льна и конопли, на рост и развитие этих культур с учетом конечного результата, т. е. урожая.

Опыты были заложены в двух сериях. В первой серии испытывались выделенные формы азотобактера. В соответствии с этим в почву не был внесен азот, а дано только фосфатное удобрение. Азотобактер вносился вместе с семенным материалом, который обрабатывался определенной его формой, выделенной из соответствующих бактериориз.

Во второй серии испытывались бактерии, выделенные из бактериориз некоторых растений на средах с тирозином. Почвы для этих опытов удобрялись фосфатами и азотом. Почва полевая, суглинок не тяжелый; предварительный бактериальный анализ дал очень хорошие показатели по биологической активности. Насыщенность азотобактером небольшая — pH = 6.4 в суспензии. В этой же почве выращивался материал и для получения бактериоризных микроорганизмов, из нее же выделены испытываемые формы азотобактера.

При набивке сосудов почва смешивалась с песком в отношении 1 : 2 и доводилась до 60% от полной влагоемкости. Одновременно с этим вносились и удобрения. В течение опыта до снятия урожая влажность поддерживалась 60% от полной влагоемкости.

Опыт с коноплей

Сорт Новгород-Северская № 43 урожая 1937, полученная с опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института конопли (ВНИКО). Опыты с коноплей в обеих сериях были заложены в двух вариантах (что относится и ко всем культурам). В первом варианте обработке бактериями подвергались только семена в течение 18 часов и во втором, кроме обработки семян, добавочно вносилось в сосуд по 10 см³ бактериальной взвеси. Для конопли добавочное внесение было сделано при наличии у большинства растений четырех нормальных листьев.

Повторность четырехкратная. Схема опытов следующая:

Серия опытов без азота

1. Контроль-обработка семян водопроводной водой.
2. A_1 » » взвесью азотобактера с корней конопли.
   A_2 » » » » » ячменя.
   A_3 » » » » » льна.
   A_4 » » » » » сои.
   $A_{+т}$ » » » азотобактером + тирозин разлагающим и бактериями.

Серия опытов с внесением азота

Контроль-обработка семян водопроводной водой
T_1 » » тирозиновыми бактериями со льна.
T_2 » » » » с конопли.
T_3 » » » » с фасоли.
бактериориза » » нерасчлененным комплексом бактерий с соответствующего растения.

Посев произведен 22 мая 1938 г. Первые всходы появились 26 мая, а полные 28 мая. Более ранние и дружные всходы отмечены по варианту, обработанному азотобактером, с конопли; замедленные всходы наблюдались по вариантам, обработанным азотобактером с ячменя и сои. Сильное отставание всходов отмечено по азотобактеру с корней льна. Эти наблюдения вполне совпадают с ранее полученными результатами по энергии прорастания семян; 1 июня проведено прореживание растений. Оставлено на сосуд по 8 растений; 9 июня проведено добавочное внесение азотобактера, по схеме опыта, в количестве 10 см³ на сосуд.

Развитие конопли по серии без азота резко отличалось от конопли, получившей минеральный азот. Растения первой серии были значительно меньше и слабее, листья имели желтоватую окраску.

Растения по вариантам серии без азота показали также отличие от контроля как по высоте, так и по окраске листьев. Растения, обработанные азотобактером, были выше и зеленее контрольных.

Промеры высоты растений представляют наглядную картину развития конопли по различным вариантам этой серии.

Таблица 2

Длина конопли в различные сроки, выраженная в см

Срок промеров	Контроль	A_1—азотобакт. с конопли		A_2—азотобакт. с ячменя		A_3—азотобакт. со льна		A_4—азотобакт. с сои	
	длина, см	обработка семян	дополн. обработка	обработка семян	дополн. обработка	обработка семян	дополн. обработка	обработка семян	дополн. обработка
5 VII	54.8	60.5	61.4	58.5	60.0	66.9	67.6	70.1	60.6
22 VII	59.3	64.1	65.1	61.4	62.9	73.1	72.0	75.7	65.6

Конопля, обработанная азотобактером, выглядела значительно лучше, чем контрольные растения. Наблюдалось некоторое затягивание созревания у растений, обработанных азотобактером, но и эти варианты были убраны ранее, чем серия с азотным фоном.

Наличие разнополых растений затруднило учет урожая. Суммарные цифры не давали действительной картины.

Для того чтобы получить ясное представление о реакции растения, был произведен дифференцированный учет урожая. Отдельно учитывался вес семян, вес мужских, женских растений и всей солсмки в целом (табл. 3).

Табл. 3 представляет собою результат подобного учета конопли по серии с внесением азотобактера.

Бактериальное воздействие дало значительное увеличение веса мужских растений. Исключение составляет вариант A_2, т. е. обработанный азотобактером с корней ячменя. Добавочное введение азотобактера не дало дальнейшего повышения урожая, что соответствует ранее полученным результатам с культурой пшеницы. Вес женских экземпляров, обработанных азотобактером, ниже контроля по A_1 и A_2,—т. е. по азотобактеру с конопли и ячменя. Варианты A_3 и A_4—азотобактер льна и сои дают прибавку в весе и у женских растений. Пониженный

Таблица 3

Результаты урожая конопли в опытах с азотобактером

Схема опыта	Способ и колич. обработ. азотобактером	Сухой вес мужских экз. в г на сосуд	% от контроля	Вес семян, в г на сосуд	Сухой вес женских раст., в г на сосуд	% от контроля	Вес всей соломы, в г на сосуд	% от контроля
Контроль	—	1.70	100	0.53	8.70	100.0	10.45	100.0
A_1—азотоб. с конопли	Обработ. сем.	2.95	173.5	0.51	8.12	93.30	10.40	99.4
	Дополн. внесен. азотоб.	2.79	164.1	0.23	6.80	78.10	9.60	91.8
A_2—азотоб. с ячменя	Обработ. сем.	2.04	114.6	0.26	6.06	69.70	8.13	77.8
	Дополн. внесен. азотоб.	1.80	105.8	0.70	7.44	85.6	9.13	87.3
A_3—азотоб. со льна	Обработ. сем.	3.29	193.5	0.48	8.87	102.0	12.17	116.4
	Дополн. внесен. азотоб.	2.61	153.5	0.52	9.81	112.7	12.42	118.8
A_4—азотоб. с сои	Обработ. сем.	2.52	145.8	0.39	9.09	103.3	11.61	111.1
	Дополн. внесен. азотоб.	1.50	88.20	0.41	9.83	113.0	11.35	108.6

вес женских растений в первых двух опытных вариантах отозвался и на весе всей соломки. Сравнение веса определенного количества растений с весом такого же количества контрольных растений дает более ясное представление о развитии растений по различным вариантам. Наличие неодинаковых количеств растений разного пола в сосудах заставило провести добавочные взвешивания, с тем, чтобы иметь сравнительные результаты по вариантам. Количество мужских растений в сосудах варьировало от 1 до 6, поэтому полученные средние имели очень большие отклонения. Для получения сравнимых результатов проводилось взвешивание пяти растений как мужских, так и женских. В каждом варианте из 4 сосудов таких пятерок можно получить не менее трех. Подобный учет оказался вполне возможным, так как полученный материал не давал значительных отклонений. Колебания веса подобных пятерок укладывались в допустимые опытом 3% ошибки (табл. 4).

Таблица 4

Вес пяти растений конопли при обработке азотобактером

Схема опыта	Обработка семенного материала азотобактером						Дополнительное введение в сосуды взвеси азотобактера					
	сухой вес мужск. раст. в г	% от контр.	сухой вес женск. раст. в г	% от контр.	длина, в см	% от контр.	сухой вес мужск. раст. в г	% от контр.	сухой вес женск. раст. в г	% от контр.	длина растений, в г	% от контр.
Контроль	2.42	100.0	10.20	100.0	59.3	100	2.42	100.0	10.20	100.0	59.3	100.0
A_1— азотоб. с конопли	5.25	216.9	8.84	86.6	64.1	108.2	3.95	163.2	7.94	77.8	65.1	111.4
A_2— азотоб. с ячменя	2.58	106.6	5.95	58.3	61.4	103.5	4.81	198.7	9.77	95.7	62.9	106.0
A_3— азотоб. со льна	5.50	227.2	9.40	92.1	71.3	123.2	5.69	235.1	12.94	126.8	72.0	121.4
A_4— азотоб. с сои	4.56	188.4	7.94	77.8	75.7	127.6	3.58	147.9	10.46	102.5	65.5	110.4

Цифровой материал, полученный при подобном учете, дал более рельефную картину, не изменив основных выводов. Бактеризация семенного материала увеличила вес мужских особей. Обработка семян азотобактером с корней конопли (A_1) и льна (A_3) дала значительный эффект, увеличив урожай почти в 2 раза. Азотобактер с корней сои A_4 действовал несколько слабее, чем указанные выше формы азотобактера; A_2 — азотобактер с ячменя не дал положительного эффекта. Дополнительное внесение азотобактера несколько повысило эффективность азотобактера ячменя и благоприятно отозвалось на весе женских растений в вариантах с обработкой азотобактером с корней льна и сои.

Из полученных результатов можно вывести следующие заключения:

а) для культуры конопли лучшие результаты дает обработка семян азотобактером, отбираемым из почвы корнями конопли и льна;

б) обработка семян этими формами азотобактера увеличивает мощность развития мужских растений;

в) эти показатели очень существенны для практических целей, так как увеличивается выход растений, дающих высокого качества волокно.

По второй серии посев произведен 23 мая 1938 г. Первые всходы появились 27 мая. Более дружные всходы наблюдались по вариантам, обработанным бактериями льна и конопли. Растения этой серии развивались хорошо и обладали яркозеленой темной окраской. По всем вариантам наблюдалось значительное накопление зеленой массы. Созревание растений в этой серии несколько затянулось.

Растения этой серии значительно выше, чем в серии с азотобактером (табл. 5).

Таблица 5

Высота растений, обработанных бактериями в различные сроки, выраженная в см

Сроки промера	Контроль	Бактериор. конопли		Тирозин. бакт. со льна		Тирозин. бакт. с конопли		Тирозин. бакт. с фасоли	
		обраб. семян	дополн. внесен. бактер.	обраб. семян	дополн. внесен. бактер.	обраб. семян	дополн. внесен. бактер.	обраб. семян	дополн. внесен. бактер.
5 VII	74.5	85.1	91.1	84.6	96.3	89.8	83.3	89.0	80.7
25 XII	87.4	92.2	100.5	93.2	124.1	99.4	94.8	98.2	90.8

Таблица 6

Урожай конопли в серии опытов с заражением бактериями (по азотному фону)

Схема опыта	Способ и количество обработ. бактериями	Сухой вес мужск. раст., в г на сосуд	Процент от контроля	Вес семян, в г на сосуд	Процент от контроля	Сухой вес женск. растений, в г на сосуд	Процент от контроля	Общий вес, в г на сосуд	Процент от контроля
Контроль	—	6.23	100.0	1.23	100.0	22.35	100.0	28.58	100.0
Бактериор. конопли	Обработка семян	9.33	151.1	1.57	127.6	16.60	72.9	25.93	90.7
	Дополн. внесен. бактерий	7.0	112.3	0.93	76.4	12.88	55.0	23.59	82.1
T_1 бактерии со льна	Обработка семян	7.49	120.2	1.57	127.6	22.55	100.9	30.04	105.1
	Дополн. внесен. бактерий	8.72	139.9	1.59	129.1	23.01	102.9	31.52	110.2
T_2 бактерии с конопли	Обработка семян	9.90	158.9	2.29	186.1	24.13	108.0	28.35	99.1
	Дополн. обработка	7.36	118.1	2.17	178.1	23.79	106.4	31.80	111.2
T_3 бактерии с фасоли	Обработка семян	4.96	79.6	1.65	134.1	22.88	102.3	30.34	106.1
	Дополн. обработка	7.18	113.4	1.84	149.5	19.13	85.4	30.13	105.4

Обработка семенного материала бактериями сильно повысила развитие растений (фиг. 1). Опытные растения были выше контрольных на 10—15 см, а в отдельных вариантах разница между контролем и опытными растениями достигала 30 см (табл. 6).

Табл. 6 представляет урожай конопли во второй серии.



Фиг. 1. Влияние бактерий на развитие конопли. № 92— контроль без внесения в почву азота; № 89 — контроль по фону с азотом; № 139 — внесена бактериориза конопли (нерасчлененный комплекс); № 202 — бактерии m_1 с корней льна; № 210 — бактерии m_2 — с корней конопли; № 218—бактерии m_3 с корней фасоли

Анализ результатов урожая этой серии показывает, что бактериальное воздействие также повысило сухой вес мужских растений и понизило вес женских. Самый большой урожай получен по вариантам, обработанным нерасчлененным бактериоризным комплексом конопли и T_2, т. е. бактериями, выделенными с корней конопли.

Положительное влияние бактеризации наблюдалось и на обсемененности женских растений. Максимальный урожай семян получен по варианту T_2 — обработка бактериями конопли. Дополнительное введение бактерий не дало отрицательного эффекта на развитии мужских растений, но сильно понизило сухой вес женских экземпляров.

Табл. 7 представляет эффект бактериального воздействия на мужские и женские растения.

Из табл. 7 видно, что самый большой урожай мужских растений получен по варианту T_2, т. е. по обработке семян бактериями конопли. Меньший вес имеют растения в варианте T_1 и T_2, т. е. при обработке семян бактериями льна и фасоли. Повышение урожая женских растений колеблется в пределах 10—15%. В отдельных случаях, например, по варианту T_1 — обработка бактериями льна — оно даже ниже контроля. Дополнительное внесение бактерий дало некоторое снижение эффекта для мужских растений, например, у вариантов бактериориза конопли и T_2, т. е. обработка семян бактериями конопли. Повышенные урожаи получены только у вариантов, обработанных бактериями льна и фасоли.

Эти исследования дают возможность сделать следующие выводы.

1. Конопля сильно реагирует на усиление бактериальной деятельности в ризосфере.

Таблица 7

Вес 5 растений конопли в серии с бактеризацией конопли по азотному фону

Схема опытов	Бактеризация семян						Дополнительное внесение бактерий					
	Сухой вес мужских растений вг	Процент от контроля	Сухой вес женских растений вг	Процент от контроля	Длина, в см	Процент от контроля	Сухой вес мужских растений вг	Процент от контроля	Сухой вес женских растений вг	Процент от контроля	Длина, в см	Процент от контроля
Контроль. .	7.60	100.0	25.0	100.0	87.4	100.0	7.60	100.0	25.00	100.0	87.4	100.0
Бактериориза конопли. . .	11.02	145.0	28.7	114.8	92.2	105.5	8.28	108.9	19.43	77.7	100.5	115.0
Тирозиновые бактерии T_1 со льна. .	8.55	112.5	15.69	62.2	93.2	106.7	9.80	128.9	33.45	133.8	124.5	153.4
T_2-тирозиновые бактерии с конопли. . .	15.34	201.8	27.70	110.8	99.4	113.7	9.65	126.9	26.97	107.8	94.8	108.4
T_3-тирозиновые бактерии с фасоли. . .	8.28	108.9	27.72	110.8	98.2	112.3	9.20	121.0	32.07	128.2	90.8	103.8

а) Обработка азотобактером семян конопли приводит к повышению общей урожайности; значительно увеличивает количество и сухой вес мужских растений и снижает урожай женских.

б) Самые благоприятные условия для развития конопли складываются при обработке семян азотобактером, выделенным с корней конопли.

в) Азотобактер, выделенный с корней ячменя, не обеспечивает нормального развития конопли при обработке им семенного материала.

г) Использование азотобактера в виде азотного удобрения без добавления минерального азота не обеспечивает получения высоких урожаев конопли в первый год на новых почвах.

2. При обработке семян бактериями, не связывающими свободный азот на фоне внесения минерального азота, можно получить значительное повышение урожайности конопли.

а) Самые благоприятные условия для развития конопли при обработке семян получены у вариантов, обработанных бактериями, выделенными с корней конопли (T_2).

б) Бактеризация повышает развитие мужских растений и в меньшей степени сказывается на развитии женских.

в) Бактеризация семян увеличивает обсемененность женских растений.

3. Увеличение веса и количества мужских растений имеет большое практическое значение, так как мужские растения дают волокно более высокого качества.

Опыт со льном

Лен-долгунец М-9, урожай 1937 г.

Опыты со льном заложены по той же схеме.

Посев проведен 22 мая 1938 г. Первые всходы появились 27, а полные — 28 мая 1938 г. По вариантам различий во всходах не наблюдалось. Цветение наступило несколько ранее у опытных растений в серии с азотобактером. В серии с азотом опытные растения значительно затянули время созревания. В серии

с азотобактером различий в развитии льна не отмечено. Высота растений по вариантам изменялась незначительно.

Табл. 8 показывает прирост растений в два срока.

Таблица 8

Высота растений, в см

Сроки промеров	Контроль	Азотобактер A_1 с конопли		Азотобактер A_2 с ячменя		Азотобактер A_3 со льна		Азотобактер A_4 с сои		Азотобактер льна A_8+T_1 тироз. со льна	
		обраб. семян	дополн. обраб.	обраб. семян	дополн. обраб.	обраб. семян	дополн. обраб.	обраб. семян	дополн. обраб.	обраб. семян	дополн. обраб.
5 VII	92.1	104.2	97.3	101.2	96.9	92.1	98.1	96.4	93.6	96.8	97.6
25 VII	107.7	111.4	109.9	113.8	118.2	108.7	109.8	111.5	107.0	110.4	111.5

Табли ца

Результаты урожая льна по серии с азотобактером

Схема опыта	Количество произведенных обработок	Вес семян, г на сосуд		Процент от контроля	Сухой вес соломки, г на сосуд		Процент от контроля	Длина стебля, см	Процент от контроля
Контроль		1 02 1 60 1.31	1.31±0.2	100.0	11.35 8.90 10.12	10.12±1.2	100.0	107.7	100.0
A_1—азотобактер с конопли	Обработка семян	2.03 2.20 1.89	2.03±0.1	153.7	14.17 11.00 13.10	12.75±1.6	125.9	111.4	103.4
	Дополнит. обработка	1 62 1.99 1.33	1.04±0.1	124.0	10.60 13.53 14.00	12.71±1.8	125.5	109.9	102.0
A_2—азотобактер с ячменя	Обработка семян	2.42 2.16 1.74	2.11±0.3	160.0	14.45 12.45 13.20	13.36±0.9	132.0	113.8	105.6
	Дополнит. обработка	1.77 1.07 15.0	1.65±0.2	125.0	10.60 11.00 11.40	11.0 ±0.4	108.6	118.7	110.2
A_3—азотобактер со льна	Обработка семян	2.2 1.67 2.00	1.06±0.2	148.4	11.70 10.25 10 11.25	10.80±0.8	106.7	109.7	100.9
	Дополнит. обработка	1.35 1.67 1.59	1.57±0.2	118.9	10.05 9.80 10.15	10.0 ±0.1	98.7	109.8	101.9
A_4—азотобактер с сои	Обработка семян	1.87 2.16 2.1 1.80	1.98±0.2	151.3	12.37 12.60 11.75	12.26±0.1	121.1	11.15	103.5
	Дополнит. обработка	1.67 1.30 1.35 13.7	1.41±0.1	106.8	2.62 8.62 8.67	8.97±0.1	88.6	107.0	99.3
A_3+T_1—азотобактер льна + тирозин. бактерии льна	Обработка семян	1.82 2.12 1.70	1.88±0.2	142.4	9.05 12.10 9.75	10.30±1.6	101.7	110.4	102.5
Тирозин льна	Дополнит. обработка	1.7 1.77 1.89 1.95	1.82±0.2	139.0	10.75 10.95 11.67	10.02±1.4	99.0	111.5	103.5

Цифры (табл. 8) показывают, что растения на обработку азотобактером реагировали слабо. Максимальный прирост отмечен по вариантам, обработанным азотобактером конопли и ячменя, по которым высота опытных растений превышала контроль не более чем на 12 см. Что же касается варианта, обработанного азотобактером льна, то он не дал никакого эффекта.

Лен в отношении бактеризации азотобактером вел себя прямо противоположно конопле.

Анализ урожая также показывает некоторые отличия в сравнении с коноплей.

Прежде всего отмечена большая обсемененность льна по всем опытным вариантам в сравнении с контрольными растениями.

Значительный эффект получен по вариантам, обработанным азотобактером с корней ячменя и сои. Эти формы азотобактера показали меньший эффект для конопли.

Азотобактер A_3 — с корней льна—не дал положительного эффекта для этой культуры и не обеспечил прибавки урожая.

Табл. 9 показывает урожай льна по серии с азотобактером.

При обработке семян азотобактером в комплексе с бактериями, выделенными на тирозиновых средах с корней льна, наблюдалось некоторое увеличение, правда, незначительное, обсемененности растений, но на приросте соломы оно почти не сказалось. Прибавки в урожае соломы по различным вариантам сильно колебались. Максимальные прибавки выразились в 20—26%. В опытах второй серии результаты выражены рельефнее.

Опытные растения были значительно выше контрольных (табл. 10).

Таблица 10

Высота растений льна, в см

Сроки измерения	Контроль	Бактериориза льна		Тирозинов. бакт. со льна T_1		Тирозинов. бакт. с конопли T_2		Тирозинов. бакт. с фасоли T_3		Азотобакт. со льна A_3+T_1 тирозинов. со льна	
		обраб. семян	дополн. обраб. бакт.	обраб. семян	дополн. обраб. бакт.	обраб. семян	дополн. обраб. бакт.	обраб. семян	дополн. обраб. бакт.	обраб. семян	дополн. обраб. бакт.
5 VII	82.0	89.9	95.4	88.5	84.8	82.3	77.0	92.4	93.6	96.8	97,6
25 VII	103.1	110.9	111.4	110.7	114.0	109.4	106.1	114.0	112.2	110.4	111.5

Эти цифры показывают, что бактерии T_1 и T_2, т. е. выделенные с корней льна и конопли, не дают прироста в случае обработки семян в первые моменты развития растений, но при дальнейшем развитии эффект выявляется более рельефно. Действие бактерий T_3, выделенных с корней фасоли, протекает равномерно в течение всей вегетации. Комплекс азотобактера плюс бактерии, выделенные на тирозине со льна, дает значительный эффект, несмотря на то что в почву не был внесен в качестве удобрения минеральный азот.

Табл. 11 показывает анализ урожая льна по второй серии опытов.

Анализ урожая показывает большую обсемененность растений по некоторым вариантам в сравнении с контролем. Лучшие показатели получены по вариантам T_1, т. е. при воздействии бактерий, выделенных с корней льна. Сухой вес соломы по всем вариантам ниже контроля, в то время как длина опытных растений больше, чем у контроля. Это несоответствие объясняется тем, что бактеризованные растения были значительно тоньше контрольных. Тонина стебля для культуры льна является фактом положительным, так как тонкий лен дает волокно лучшего качества.

Таблица 11

Результаты урожая льна по 2-й серии опытов

Схема опыта	Произведенная обработка	Вес семян, в г на сосуд	Процент от контроля	Сухой вес соломки, г на сосуд	Процент от контроля	Длина стебля в см	Процент от контроля
Контроль	—	2.79 2.54±0.2 2.30	100.0	17.20 16.2 ±1.0 15.20	100.0	103.1	100.0
Бактериориза льна	Обработка семян	3.30 2.65±0.5 2.30 2.35	104.7	17.55 16.3 ±1.2 16.45 15.02	100.6	110.9	107.5
	Дополнит. обработка	2.55 2.37±0.2 2.50 2.10 —	93.3	15.45 15.98±0.8 16.85 15.07 16.50	98.4	111.4	108.0
T_1—тирозиновые бактерии со льна	Обработка семян	3.42 3 25±0.2 2.99 3.31	127.9	15.95 15.40±0.7 15.45 14.65	95.0	110.7	107.3
	Дополнит. обработка	3.65 3.26±0.2 3.15 3.00	128 3	15.90 15.48±0.7 14.45 16.10	95.4	114.0	110.5
T_2—тирозиновые бактерии с конопли	Обработка семян	3.15 3.11±0.2 3.27 2.92	122.4	13.67 13.06±0.7 13.17 12.35	80.9	109.4	106.1
	Дополнит. обработка	3.32 30.0±0.3 2.70 3.00	118.1	14.15 14.15±0.5 13.65 14.65	87.4	106.1	102.9
T_3—тирозиновые бактерии с фасоли	Обработка семян	2.95 2.57±0.3 2.15 2.32	106.7	14.90 14.88±0.01 14.90 14.85	91.9	114.0	110.5
	Дополнит. обработка	2.95 2.63±0.3 2.25 2.69	103.5	14.55 13.71±0.9 13.25 13.35	84.6	112.0	108.6

Этот опыт показывает следующее.

1. Азотобактер повышает обсемененность растений и урожай соломы. Однако обсемененность растений выше в серии опытов, проведенных на фоне минерального азота.

2. Азотобактер, выделенный с корней льна, не обеспечивает повышения урожая зеленой массы. Азотобактер с ячменя и конопли выше по эффективности для культуры льна.

3. Комплексирование азотобактера со льна с выделенными на тирозиновой среде бактериями не дало эффекта в сравнении с контролем по азотному фону, но значительно превосходит контроль, не удобренный азотом.

4. Из бактерий, выделенных на тирозине T_1, т. е. с корней льна, дает лучшие результаты по обсемененности растений.

Можно сказать, что для повышения урожайности льна-соломки выделенные с корней льна бактерии не играют существенной роли. Их влияние выражается только в несколько большей обсемененности растений. Утончение стебля и некоторая вытянутость растений, наблюдаемая при бактеризации растений, могут иметь практическое значение, как фактор, повышающий качество волокна.

Опыт с ячменем

(сорт винер, урожай 1937 г. получен из Тимирязевской с.-х. академии

Условия опыта и схема те же. Посев произведен 22 мая 1938 г. Первые всходы обнаружены 26 мая 1938 г. Наиболее дружные всходы отмечены по вариантам A_1, обработанным азотобактером конопли, ячменя и сои. К 28 мая появились полные всходы. Прореживание растений проведено 3 июня и оставлено по 10 расте-

ний в сосуде. Начало кущения отмечено 8 июня. Оно протекало дружнее у вариантов, получивших обработку. Несколько слабее протекало кущение у вариантов, обработанных азотобактером конопли и льна.

В соответствующие варианты в стадию кущения внесено дополнительно по 10 см³ бактериальной взвеси. Опыты, поставленные на азотном фоне, затянули период вегетации. Растения были сняты на 8 дней позже серии с азотобактером. Они сильно кустились и дали большое количество подгона. В этих опытах наблюдалось очень большое накопление зеленой массы.

В табл. 12 приведены результаты урожая, полученные в серии опытов с азотобактером.

Таблица 12

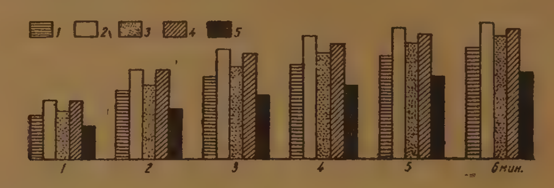
Результаты урожая ячменя по серии с азотобактером

Схема опытов	Произведенная обработка	Количество зерен на сосуд	Процент от контроля	Вес зерна, в г на сосуд	Средний вес из 4 повторности	Процент от контроля	Вес соломы, в г на сосуд	Процент от контроля	Отношение зерно/солома	Вес 100 зерен	Процент общ. азота
Контроль	—	187	100.0	6 15	5 78±0.3	100.0	8.27	100 0	0.70	3.12	1.59
A_1 — азотобактер с конопли	Обработка семян	220	112.3	7.55 7.75 8.70	8.0 ±0.8	138.4	9.55	116.6	0.76	3.34	1.61
	Дополнит. обработка	157*	83.9	4.67 5.65 7.25	5.85±1.6	100.1	7.00	83.4	0.76	3.32	1.75
A_2 — азотобактер с ячменя	Обработка семян	199	106.4	6.40 7.90 6.40 6.45	6.78±0.7	117.3	8.40	101.5	0.80	3.43	1.89
	Дополнит. обработка	183	97.3	5.70 6.05 7.75	6.5 ±1.0	112.2	8.31	100.4	0.69	3.22	1.81
A_3 — азотобактер со льна	Обработка семян	169	90.3	7.42 4.70 6.40	6.17±1.4	106.7	7.57	91.5	0.74	3.19	1.72
	Дополнит. обработка	135	72.1	3.80 4.93 2.65	3.79±1.1	65.0	6.34	76.3	0.72	3.34	1.80
A_4 — азотобактер с сои	Обработка семян	159*	85.2	4.60 4.17 7.45	5.40±1.7	93.9	7.51	90.8	0.72	3.35	2.05
	Дополнит. обработка	240	128.3	9.70 8.80 7.57	8.69±1.0	150.1	10.60	128.1	0.81	3.58	1.79
$A_2 + T_3$ — азотобактер с ячменя + тирозин. бактерии	Обработка семян	190	101.6	6.84 7.77 5.85	6.82±0.9	118.0	7.27	88.1	0.93	3.29	1.76
	Дополнит. обработка	168	89.8	3 95 7.50 6.22	5.89±1.5	102.1	7.90	95.4	0.72	3.32	1.69

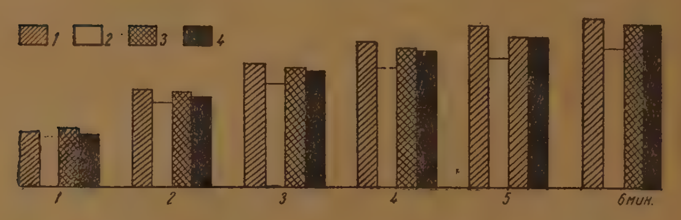
Наибольший урожай зерна получен по вариантам, обработанным азотобактером конопли и смесью азотобактера с ячменя с тирозиновыми бактериями с корней фасоли. Низкие урожаи, не превышающие контроля, получены по варианту, обработанному азотобактером льна и сои; дополнительное введение бактерий не могло обеспечить получения хорошего урожая для варианта с обработкой азотобактером льна. Наиболее высокое отношение $\frac{\text{зерно}}{\text{солома}}$ получено по вариантам, обработанным азотобактером с ячменя, сои и смесью азотобактера

* Часть урожая потеряна до уборки.

с ячменя плюс тирозиновые бактерии фасоли. Бактеризация семян повысила содержание азота в семенах. Самое высокое процентное содержание азота отмечено в вариантах A_2 и A_4,обработанных азотобактером ячменя и сои, несмотря на то что урожай не был ниже контроля. В других вариантах его содержание несколько понижено, но все же больше, чем в контроле.



Фиг. 2. Активность каталазы у семян ячменя после обработки семян бактериоризой ячменя и бактериями, выделенными на тирозиновых средах (по азотному фону). *1* — контроль; *2* — бактериориза ячменя; *3* — m_1 — бактерии льна; *4* — m_2 — бактерии конопли; *5* — бактерии фасоли



Фиг. 3. Активность каталазы у семян ячменя после обработки семенного материала азотофиксаторами бобовых растений (без азота). *1* — контроль; *2* — *B. radicicola*; *3* — R_4 — бактерия, выделенная из культуры Румянцева; *4*—R_3 — бактерия, выделенная из культуры Румянцева

Таким образом можно отметить следующее.

1. Бактеризация дает некоторое повышение урожая зерна в ячмене, создает условия для получения наиболее выгодного отношения $\frac{\text{зерно}}{\text{солома}}$, увеличивает натуру зерна и содержание азота в нем, т. е. повышает количество и качество урожая ячменя. Однако она, как единственное мероприятие, недостаточна для получения больших урожаев.

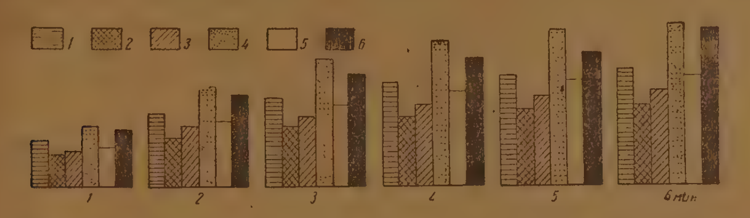
2. Более эффективными формами азотобактера для ячменя являются выделенные с корней сои и ячменя.

Изучая воздействие бактерий на растения, мы исходили из мысли, что взаимодействие обоих компонентов протекает глубоко и может изменять направление как физиологических, так и биохимических процессов в растении. Для доказательства этого положения было решено исследовать активность каталазы в семенах ячменя, полученных после снятия описанных выше опытов. Определения каталазы проведены газометрическим методом по Лишкевичу. Фиг. 4 показывает силу каталазы по выделению O_2 у семян, полученных с опытных растений серии с азотобактером. Обработка семян различными формами азотобактера сказалась и на ферментной активности семян последующего урожая. Виды азотобактера, полученные с корней конопли, ячменя и сои, показывают пониженную активность каталазы. Все кривые идут ниже контроля. A_3, выделенный с корней льна, дает иную картину: его кривая проходит значительно выше контрольной.

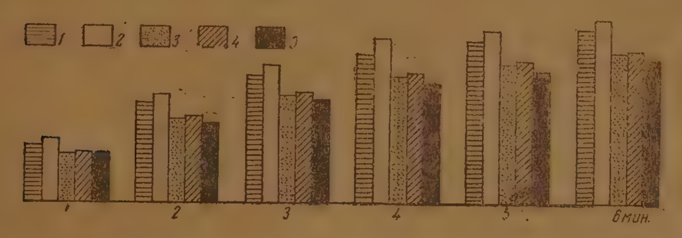
Очень оригинально ведет себя кривая активности каталазы у семян растений, получивших обработку смесью азотобактера ячменя и тирозиновых бактерий

фасоли. В этом случае кривая активности проходит значительно выше контроля. Эта кривая идет по типу кривых у семян, обработанных тирозиновыми бактериями, а не по типу обработанных азотобактером. (фиг. 2.)

В текущем году были проведены исследования над воздействием клубеньковых бактерий на ячмень. В схему опытов входили варианты с обработкой семян



Фиг. 4. Активность каталазы у семян ячменя при обработке семенного материала азотобактером (без удобрения азотом). *1* — контроль; *2* — азотобактер конопли; *3* — азотобактер ячменя, *4* — азотобактер льна; *5* — азотобактер сои; *6* — азотобактер ячменя + бактерии, разлагающие тирозин сои



Фиг. 5. Активность каталазы у семян ячменя после обработки семенного материала азотофиксаторами бобовых культур (по азоту). *1* — контроль; *2* — бактериориза ячменя; *3 B. radicicola*. R_4 — бактерия, выделенная из культуры Румянцева; R_3 — бактерии, выделенные из культуры Румянцева

как нерасчлененным бактериальным комплексом, т. е. бактериоризами ячменя и гороха, так и чистыми культурами. *B radicicola*, R_3, полученной от Израильского (сапрофитная форма, выделенная Израильским из культуры Румянцева), R_4 — тоже форма из культуры Румянцева. Опыты были проведены как на среде с внесением минерального азота, так и на безазотистой. Полученный урожай был исследован на активность каталазы у семян.

Все варианты этого опыта показали пониженную активность каталазы в сравнении с контролем. Исключение составила бактериориза ячменя, показавшая повышенную активность каталазы (фиг. 3). Эти кривые получены в серии опытов, которые были удобрены минеральным азотом. Отсутствие в среде азота не изменило положения кривых (фиг. 5). Повидимому, как азотобактер, так и *B. radicicola* и близкие к ним формы R_3 и R_4 производят однотипные воздействия на семена ячменя, что сказывается на сходстве кривых активности каталазы в полученном урожае.

Совсем иное действие вызывают бактерии, выделенные из бактериориз конопли, льна и фасоли на тирозиновых средах, и бактериориза ячменя. В урожае всех вариантов, за исключением T_3, наблюдается повышенная активность каталазы, и кривые проходят выше контроля. Воздействие же T_3, т. е. бактериями, полученными с корней фасоли, дает кривую, сходную с кривыми азотофиксаторов.

Это небольшое исследование подтверждает наше положение о глубоком воздействии, которое производят бактерии на семенной материал. Это воздействие сказывается не только в начальные фазы развития, но и при дальнейшем росте растения.

Выводы

1. Выделенные с корней конопли, ячменя и льна формы азотобактера действуют специфически на эти растения. Для конопли и ячменя наиболее эффективными являются формы азотобактера, выделенные с этих растений. Для льна более благоприятны формы азотобактера, выделенные с корней других растений.

2. Бактерии, выделенные с корней этих растений на тирозиновой среде, также влияют на развитие растений. Лучшей формой для конопли являются бактерии, выделенные с конопли, — для льна — бактерии, выделенные с корней льна. Эти бактерии увеличили обсемененность растений, но не влияли на выход соломки.

3. Обработка семян бактериями вызывает глубокие изменения в семени, которые сказываются впоследствии и на развитии растения и на изменении биохимических свойств урожая (изменение содержания N в семенах, активность каталазы).

4. Эти исследования должны положить начало глубокому изучению биологических основ севооборота с точки зрения изменений, производимых предшественником в почвенной микрофлоре.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.

Поступило
25. II. 1939.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Демиденко Т. Т. и Тимофеева Е. Ф., Азотобактер, как источник питания для высших растений, ДАН СССР, XIV, № 4, 1937.
[2] Железнов П. А., О применении бактериальных удобрений под сахарную свеклу на черноземах районов лесостепи Западносибирского края, Научн. зап. по сахарной промышл., № 3, 1937.
[3] Исакова А., О значении бактериальных комплексных удобрений и подкормок ими для развития пшеницы и сахарной свеклы, Известия АН СССР, биологич. серия, № 2, 1938.
[4] Исакова А. А., Действие бактериоризного комплекса на развитие сахарной свеклы, ДАН СССР, XVII, № 3, 1938.
[5] Исакова А. А., Влияние бактериоризных микроорганизмов на корнеобразование у растений.
[6] Исакова А. А., К вопросу о сущности влияния бактериоризных микроорганизмов на прорастание семян.
[7] Исакова А. А., Населенность азотобактером ризосфер субтропических культур, Тр. ИФР, в. II, 1936.
[8] Костычев С. П., Новейшие исследования по биодинамике почв, Природа, № 5, 1927.
[9] Красильников Н. А., Влияние корневых выделений на развитие азотобактера и других почвенных микроорганизмов, Микроб., т. III, в. 3, стр. 343—358, 1934.
[10] Красильников Н. А., Крисс А. Е., Литвинов М. А., Влияние корневой системы на микроорганизмы почвы, Микробиология, т. V, в. 2, 1936а.
[11] Красильников Н. А., Крисс А. Е. и Литвинов М. А., Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений, Микробиология, т. V, в. 1, стр. 87—97, 1936б.
[12] Машковцев М. Ф., Материалы к познанию изреживания всходов риса. Сборник I. Корневые выделения рисовых проростков и их влияние на биодинамику почвы, Тр. Краснодарского рисового ин-та, 1934.
[13] Образцова А. А., Микроорганизмы ризосферы некоторых субтропических растений: мандарина, тунго и чайного куста, Труды ИФР, в. II, 1936.
[14] Савостин П. В., К вопросу о применении бактериальных удобрений в Западной Сибири, Сборник «К проблеме агрохимии Западной Сибири», Новосибирск, 1934.
[15] Савостин П. В., Азотобактер и высшее растение, Микробиология, т. VII, в. 2, стр. 153—163, 1938.
[16] Шелоумова А. М. и Менкина Р. А., Высшее растение, как источник питания для азотобактера, Труды Всесоюзн. ин-та с.-х. микроб., т. VIII, в. 2, стр. 69.
[17] Шелоумова А. М., Азотоген. Бактериальное удобрение и его применение. ОГИЗ, Сельхозгиз, 1938.
[18] Abbot, Exp. Stat. Record., v. LV, № 6, 1926.
[19] Ayyar V. R., Kasinath S. and Bolakrishnan M. R., Injurious after-effects of Sorghum growing, Current Sci., 4, 99, 1935.
[20] Boysen Jensen, Über Wachstumregulatoren bei Bakterien, Bioch. Zeitschr., Bd. 236, S. 205, 1931.

[21] Duke of Bedford and Pickering S. U., The effect of one crop upon another, Journ. Agr. Sci., 6, 136—151, 1914.
[22] Hunter O. W., Production of a growth promoting substances, Journ. of Agr. Res., v. XXIII, № 10, 1923.
[23] Hiltner, Цитировано по книге Stoklasa Doerell, Biophysik and Bioch. Durchforsch. des Bodens, Berlin, 1926.
[24] Conrad J. P., Some causes of the injurious after-effects of sorghum and suggested remedies, Journ. Amer. Soc. Agr., 19, 1901—1911, 1927.
[25] Gräf, Ger. Über den Einfluss des Pflanzenwachstums auf die Bakterien und Wurzelbereich., Zent. f. Bak., Ab. II, Bd. 82, № 1/7, S. 44, 1930.
[26] Mockerdige F. A., The formation of plant growth-promoting substances by microorganisms, Ann. of Bot., v. XXXVIII, 723—733, 1924.
[27] Mockerdige F. A., The occurrence of nucleic acid derivativs in nitrogen fixing Bacteria, Bioch. Journ., v. XVIII, 550—554, 1924.
[28] Poschenrieder H., Über Verbreitung der Azotobacter im Wurzelbereiche der Pflanzen, Zent. f. Bak., Ab. II, Bd. 80, S. 369, 1930.
[29] Starkey R., Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the Soil, Soil. Sci., v. XXVII, № 4, 319, 1929; v. XXVII, № 5, p. 355—372, 1929; v. XXXII, № 3, 367—393, 1931.
[30] Stoklasa J. und Doerell, Handbuch der Biophysik und biochem. Durchforschung des Bodens, Berlin, 1926.

A. A. ISAKOVA. THE EFFECT OF RHIZOSPHERE BACTERIA ON THE DEVELOPMENT OF PLANTS

SUMMARY

1. Forms of *Azotobacter* isolated from roots of hemp, barley, and flax have a specific effect on each of these plants. For hemp and barley the most effective forms of *Azotobacter* are those isolated from these plants; for flax — those isolated from the roots of other plants.

2. Bacteria isolated from the roots of these plants on a tyrosine medium also affect the development of the plants. For hemp the best forms are those isolated from hemp, and for flax — those isolated from the roots of flax. These bacteria increased the yield of seeds of the plants but had no effect on the yield of straw.

3. Inoculation of seeds with these bacteria causes great changes in the seeds, which subsequently affect also the development of the plants and the biochemical qualities of the harvest (changes in the nitrogen content of the seeds, in catalase activity).

4. These investigations should be followed up by a thorough study of the biological bases of crop rotation from the point of view of the changes induced in the soil microflora by the preceding crop.

Timiryazev Institute of Plant Physiology.
Academy of Sciences of the USSR.
Moscow.

Содержание

Sommaire

Цена 9 руб.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА

на журналы Академии Наук СССР

на 1940 год

№№ п/п	НАИМЕНОВАНИЕ ЖУРНАЛОВ	Периодичность	Подписная цена на 12 мес.	Подписная цена на 6 мес.
			руб.	руб.
1	ВЕСТНИК АКАДЕМИИ НАУК	12	42	21
2	ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК на русск. яз.	36	144	72
3	ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК на иностр. яз.	36	180	90
4	ПРИРОДА	12	48	24
5	НАУКА и ЖИЗНЬ	12	30	15
6	ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия математическая	6	54	27
7	МАТЕМАТИЧЕСКИЙ СБОРНИК	6	72	36
8	ПРИКЛАДНАЯ МАТЕМАТИКА и МЕХАНИКА	4	36	18
9	ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия физическая	2	18	9
10	ЖУРНАЛ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ И ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ	8	64	32
11	ЖУРНАЛ ТЕХНИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ	24	132	66
12	JOURNAL OF PHYSICS	12	108	54
13	АСТРОНОМИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ	6	30	15
14	ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКИЙ РЕФЕРАТИВНЫЙ ЖУРНАЛ	12	108	54
15	ИЗВЕСТИЯ ОТДЕЛЕНИЯ ТЕХНИЧЕСКИХ НАУК	10	80	40
16	АВТОМАТИКА и ТЕЛЕМЕХАНИКА	6	54	27
17	ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия химическая	4	36	18
18	ЖУРНАЛ ФИЗИЧЕСКОЙ ХИМИИ	12	108	54
19	ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ ХИМИИ	24	120	60
20	ЖУРНАЛ ПРИКЛАДНОЙ ХИМИИ	12	108	54
21	ACTA PHYSICOCHIMICA	12	120	60
22	БИОХИМИЯ	6	36	18
23	ХИМИЧЕСКИЙ РЕФЕРАТИВНЫЙ ЖУРНАЛ	12	120	60
24	ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия геологическая	6	54	27
25	ЗАПИСКИ ВСЕРОССИЙСКОГО МИНЕРАЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА	4	40	20
26	ПОЧВОВЕДЕНИЕ	12	96	48
27	ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия географическая и геофизическая	6	54	27
28	ИЗВЕСТИЯ ГОСУДАРСТВЕННОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА	4	32	16
29	ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия биологическая	6	54	27
30	ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ	4	36	18
31	МИКРОБИОЛОГИЯ	10	80	40
32	ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ	6	54	27
33	СОВЕТСКАЯ БОТАНИКА	8	56	28
34	БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ	6	30	15

Подписку и деньги направлять по адресу: Москва, 12. Большой Черкасский пер., 2. «Академкнига»

ЗАКАЗЫ ПРИНИМАЮТСЯ также доверенными конторы «Академкнига», отделениями Союзпечати и КОГИЗа и повсеместно на почте.